QH
5
S932
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Nr. 518–549

Schriftleiter:

Wolfgang Seeger

SMITHSONIAN
NOV 12 1997
LIBRARIES

Stuttgart

1995–1996

ISSN 0341-0145

Die Arbeiten Nr. 518–549 umfassen 745 Druckseiten und enthalten 3 Tafeln, 735 Abbildungen und 22 Tabellen.

Bearbeitet wurden (Teil-)Gebiete folgender Themen oder Taxa (Anzahl der Arbeiten in Klammern):

Botanik, Spermatophyta: (darin: diverse Gruppen) (1)
Zoologie, Mollusca: Gastropoda (1)
Arachnida: Pseudoscorpiones (1)
Crustacea: Isopoda (5), Decapoda (1)
Insecta: Ephemeroptera (2), Heteroptera (1), Coleoptera (12), Diptera (1)
‚Pisces': Typenkatalog (1)
Chondrichthyes: Rajiformes (1)
Amphibia: Anura (1)
Reptilia: Serpentes (2)
Aves: Strigidae (2).

ISSN 0341-0145

Schriftleitung:

Dr. Wolfgang Seeger, Staatl. Museum für Naturkunde in Stuttgart (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Bestellung und Verkauf (auch von Einzelheften):
Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Gesamtherstellung:
Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, Postfach 1660, D-91406 Neustadt a. d. Aisch.

Inhalt [Contents]

Nr. 518–549

518 Schmalfuss, H. & Sfenthourakis, S.: The terrestrial isopods (Oniscidea) of Greece. 15th contribution: Genera *Echinarmadillidium* and *Paxodillidium* (Armadillidiidae). – [Die Land-Isopoden (Oniscidea) Griechenlands. 15. Beitrag: Gattungen *Echinarmadillidium* und *Paxodillidium* (Armadillidiidae).] 21 S., 44 Abb.; **1995**.

519 Sfenthourakis, S.: New species of terrestrial isopods (Oniscidea) from the central Aegean islands. – [Neue Land-Isopoden-Arten (Oniscidea) von den zentral ägäischen Inseln.] 21 S., 60 Abb.; 1995.

520 Rieger, Ch.: Die Fauna der Ägäis-Insel Santorin. Teil 9 Heteroptera. – [The fauna of the Aegean island of Santorini. Part 9 Heteroptera.] 26 S., 7 Abb., 2 Tab.; 1995.

521 Enzenross, R. & L.: Erstnachweise indopazifischer Brachyura (Crustacea: Decapoda) von der türkischen Mittelmeerküste. – [New additional records of Indopacific species (Crustacea: Decapoda: Brachyura) from the Turkish Mediterranean coast.] 4 S., 3 Abb.; 1995.

522 Dashdamirov, S. & Schawaller, W.: Pseudoscorpions from Middle Asia, part 4 (Arachnida: Pseudoscorpiones). – [Pseudoscorpione aus Mittelasien, Teil 4 (Arachnida: Pseudoscorpiones).] 24 S., 91 Abb.; 1995.

523 Schawaller, W.: Neue *Laena*-Arten (Coleoptera: Tenebrionidae) aus Malaysia. – [New species of *Laena* (Coleoptera: Tenebrionidae) from Malaysia.] 16 S., 30 Abb.; 1995.

524 Fricke, R.: Types in the fish collection of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. Part 3. Types of fishes described in 1850–1994. – [Typen der Fischsammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart. Teil 3. In den Jahren 1850–1994 beschriebene Typen.] 30 S.; 1995.

525 Baehr, M.: Three new species of *Bembidion* (s. l.), subgenus *Desarmatocillenus* Netolitzky, from the Philippines and Australia (Insecta: Coleoptera: Carabidae: Bembidiinae). – [Drei neue *Bembidion*-Arten der Untergattung *Desarmatocillenus* Netolitzky von den Philippinen und aus Australien (Insecta: Coleoptera: Carabidae: Bembidiinae).] 8 S., 5 Abb.; 1995.

526 Medvedev, L. N.: Chrysomelidae (Coleoptera) from Leyte Island, Philippines. – [Blattkäfer (Chrysomelidae: Coleoptera) von der Insel Leyte, Philippinen.] 22 S., 21 Abb.; 1995.

527 Nordsieck, H.: Iranische Clausiliidae: Die Arten in Gilan und Mazandaran (mit Beschreibung neuer Taxa) (Gastropoda: Stylommatophora). – [Iranian Clausiliidae: The species in Gilan and Mazandaran (with the description of new taxa) (Gastropoda: Stylommatophora).] 27 S., 3 Taf., 5 Abb.; 1995.

528 Rödel, M.-O., Grabow, K., Böckheler, Ch. & Mahsberg, D.: Die Schlangen des Comoé-Nationalparks, Elfenbeinküste (Reptilia: Squamata: Serpentes). – [The snakes of the Comoé National Park, Ivory Coast (Reptilia: Squamata: Serpentes).] 18 S., 2 Abb.; 1995.

529 Fricke, R. & Al-Hassan, L. A. J.: *Raja pita*, a new species of skate from the Arabian/Persian Gulf (Elasmobranchii: Rajiformes). – [*Raja pita*, eine neue Rochen-Art aus dem Arabischen/Persischen Golf (Elasmobranchii: Rajiformes).] 8 S., 2 Abb., 1 Tab.; 1995.

530 Malzacher, P.: Caenidae from Madagascar (Insecta: Ephemeroptera). – [Caenidae aus Madagaskar (Insecta: Ephemeroptera).] 12 S., 7 Abb.; 1995.

531 Balkenohl, M.: *Reicheiodes* from East Asia (Coleoptera: Carabidae). – [*Reicheiodes*-Arten aus Ostasien (Coleoptera: Carabidae).] 6 S., 2 Abb.; 1995.

532 Hallermann, J. & Rödel, M.-O.: A new species of *Leptotyphlops* (Serpentes: Leptotyphlopidae) of the *longicaudus*-group from West Africa. – [Eine neue *Leptotyphlops*-Art (Serpentes: Leptotyphlopidae: *longicaudus*-Gruppe) aus West Afrika.] 8 S., 2 Abb., 1 Tab.; 1995.

533 Böhling, N.: Zeigerwerte der Phanerogamen-Flora von Naxos (Griechenland). Ein Beitrag zur ökologischen Kennzeichnung der mediterranen Pflanzenwelt. – [Indicator values of the vascular plant flora of Naxos (Greece). A contribution to an ecological characterization of the Mediterranean plant life.] 75 S., 8 Abb., 8 Tab.; 1995.

534 Heidrich, P., König, C. & Wink, M.: Bioakustik, Taxonomie und molekulare Systematik amerikanischer Sperlingskäuze (Strigidae: *Glaucidium* spp.). – [Bioacoustics, taxo-

nomy and molecular systematics in American Pygmy Owls (Strigidae: *Glaucidium* spp.).] 47 S., 35 Abb., 4 Tab.; 1995.

535 Bocák, L.: Review of the genus *Scarelus* Waterhouse from Sumatra and Malaysia (Coleoptera: Lycidae). – [Die Gattung *Scarelus* Waterhouse aus Sumatra und Malaysia (Coleoptera: Lycidae).] 10 S., 11 Abb.; 1995.

536 Schlüter, A. & Regös, J.: The tadpole of *Lithodytes lineatus* – with note on the frogs resistance to leaf-cutting ants (Amphibia: Leptodactylidae). – [Die Kaulquappe von *Lithodytes lineatus* (Amphibia: Leptodactylidae) – mit Bemerkungen zur Resistenz der Frösche gegenüber Blattschneiderameisen.] 4 S., 2 Abb.; **1996**.

537 Krell, F.-T.: Die Kopulationsorgane des Maikäfers *Melolontha melolontha* (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae). – Ein Beitrag zur vergleichenden und funktionellen Anatomie der ektodermalen Genitalien der Coleoptera. – [The copulatory organs of the cockchafer *Melolontha melolontha* (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae). – A contribution to comparative and functional anatomy of ectodermal genitalia of the Coleoptera.] 101 S., 49 Abb., 1 Tab.; 1996.

538 Erhard, F.: Das pleonale Skelet-Muskel-System und die phylogenetisch-systematische Stellung der Familie Mesoniscidae (Isopoda: Oniscidea). – [The pleonal skeleton and musculature system and the phylogenetic-systematic position of the family Mesoniscidae (Isopoda: Oniscidea).] 40 S., 36 Abb.; 1996.

539 Baehr, M.: Two new species of the genus *Lachnothorax* Motschoulsky from the Philippines (Insecta: Coleoptera: Carabidae: Odacanthinae). – [Zwei neue Arten der Gattung *Lachnothorax* Motschoulsky von den Philippinen (Insecta: Coleoptera: Carabidae: Odacanthinae).] 8 S., 5 Abb.; 1996.

540 König, C., Heidrich, P. & Wink, M.: Zur Taxonomie der Uhus (Strigidae: *Bubo* spp.) im südlichen Südamerika. – [Taxonomy of Great Horned Owls (Strigidae: *Bubo* spp.) in southern South America.] 9 S., 6 Abb., 1 Tab.; 1996.

541 Schawaller, W.: Revision der Gattung *Aclypea* Reitter (Coleoptera: Silphidae). – [Revision of the genus *Aclypea* Reitter (Coleoptera: Silphidae).] 16 S., 26 Abb.; 1996.

542 Scheuern, J.: Neue und verkannte *Onthophagus*-Arten aus der orientalischen Region (Coleoptera: Scarabaeidae). – [New and misinterpreted *Onthophagus*-species from the Oriental region (Coleoptera: Scarabaeidae).] 20 S., 50 Abb.; 1996.

543 Schmalfuss, H.: Die Land-Isopoden (Oniscidea) Griechenlands. 17. Beitrag: Gattung *Porcellium*, Neufassung (Trachelipodidae). – [The terrestrial isopods (Oniscidea) of Greece. 17th contribution: Genus *Porcellium*, updated (Trachelipodidae).] 40 S., 68 Abb.; 1996.

544 Schmalfuss, H.: The terretrial isopod genus *Armadillo* in western Asia (Oniscidea: Armadillidae), with descriptions of five new species. – [Die Land-Isopoden-Gattung *Armadillo* in West-Asien (Oniscidea: Armadillidae), mit Beschreibungen von fünf neuen Arten.] 43 S., 81 Abb.; 1996.

545 Carles-Tolrá, M.: *Odinia trifida* sp. n., a new odiniid species from Spain (Diptera: Odiniidae). – [*Odinia trifida* sp. n., eine neue Odiniidae-Art aus Spanien (Diptera).] 3 S., 3 Abb.; 1996.

546 Angelini, F.: New taxonomic and faunistic data on *Agathidium* from South East Asia (Coleoptera: Leiodidae: Agathidiini). – [Neue taxonomische und faunistische Befunde an *Agathidium*-Arten aus Südostasien (Coleoptera: Leiodidae: Agathidiini).] 14 S., 32 Abb.; 1996.

547 Malzacher, P.: *Caenis nishinoae*, a new species of the family Caenidae from Japan (Insecta: Ephemeroptera). – [*Caenis nishinoae*, eine neue Art der Familie Caenidae aus Japan (Insecta: Ephemeroptera).] 5 S., 3 Abb.; 1996.

548 Penev, L. D. & Alekseev, S. K.: The click-beetles of North Ossetia, Caucasus: Fauna, habitat distribution, and biogeography (Coleoptera: Elateridae). – [Die Schnellkäferfauna Nord-Ossetiens (Kaukasus): Fauna, Habitatverteilung und Biogeographie (Coleoptera: Elateridae).] 19 S., 1 Abb., 4 Tab.; 1996.

549 Belousov, I. A. & Sokolov, I. M.: Review of the Caucasian species of the subgenus *Peryphanes* Jeannel (Coleoptera: Carabidae: *Bembidion*). – [Revision der kaukasischen Arten der Untergattung *Peryphanes* Jeannel (Coleoptera: Carabidae: *Bembidion*).] 40 S., 38 Abb.; 1996.

932
H

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 518	21 S.	Stuttgart, 15. 5. 1995

The Terrestrial Isopods (Oniscidea) of Greece. 15th Contribution: Genera *Echinarmadillidium* and *Paxodillidium (Armadillidiidae)**)

By Helmut Schmalfuss, Stuttgart and Spyros Sfenthourakis, Athens

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

With 44 figures

Summary

The genus *Echinarmadillidium* Verhoeff, 1901 is redefined. Two new species, representing the first records of the genus from Greece, are described and figured: *E. cycladicum* **n. sp.** from 13 of the southern Aegaean islands and *E. armathianum* **n. sp.** from the island Armathia in the Karpathos archipelago.

The genus *Paxodillidium* Schmalfuss, 1985 is diagnosed. The diagnostic characters of *Paxodillidium schawalleri* Schmalfuss, 1985 are figured. New records of the species are given for four Greek Ionian islands.

All records of the treated species are mapped.

Zusammenfassung

Die Definition der Gattung *Echinarmadillidium* Verhoeff, 1901 wird präzisiert. Zwei neue Arten, die ersten Nachweise der Gattung aus Griechenland, werden beschrieben und abgebildet: *E. cycladicum* **n. sp.** von 13 Inseln der südlichen Ägäis, und *E. armathianum* **n. sp.** von der Insel Armathia im Karpathos-Archipel.

Die Gattung *Paxodillidium* Schmalfuss, 1985 wird diagnostiziert. Die diagnostischen Merkmale von *Paxodillidium schawalleri* Schmalfuss, 1985 werden abgebildet. Neunachweise der Art von vier griechischen ionischen Inseln werden mitgeteilt.

Alle Nachweise der behandelten Arten werden kartiert.

Contents

1. The genus *Echinarmadillidium* Verhoeff, 1901 2
   1.1. *Echinarmadillidium cycladicum* **n. sp.** 4
   1.2. *Echinarmadillidium armathianum* **n. sp.** 12
   1.3. *Echinarmadillidium* sp. from Crete 15
2. The genus *Paxodillidium* Schmalfuss, 1985 16
   2.1. *Paxodillidium schawalleri* Schmalfuss, 1985 18
3. Abbreviations and acknowledgments 21
4. Literature 21

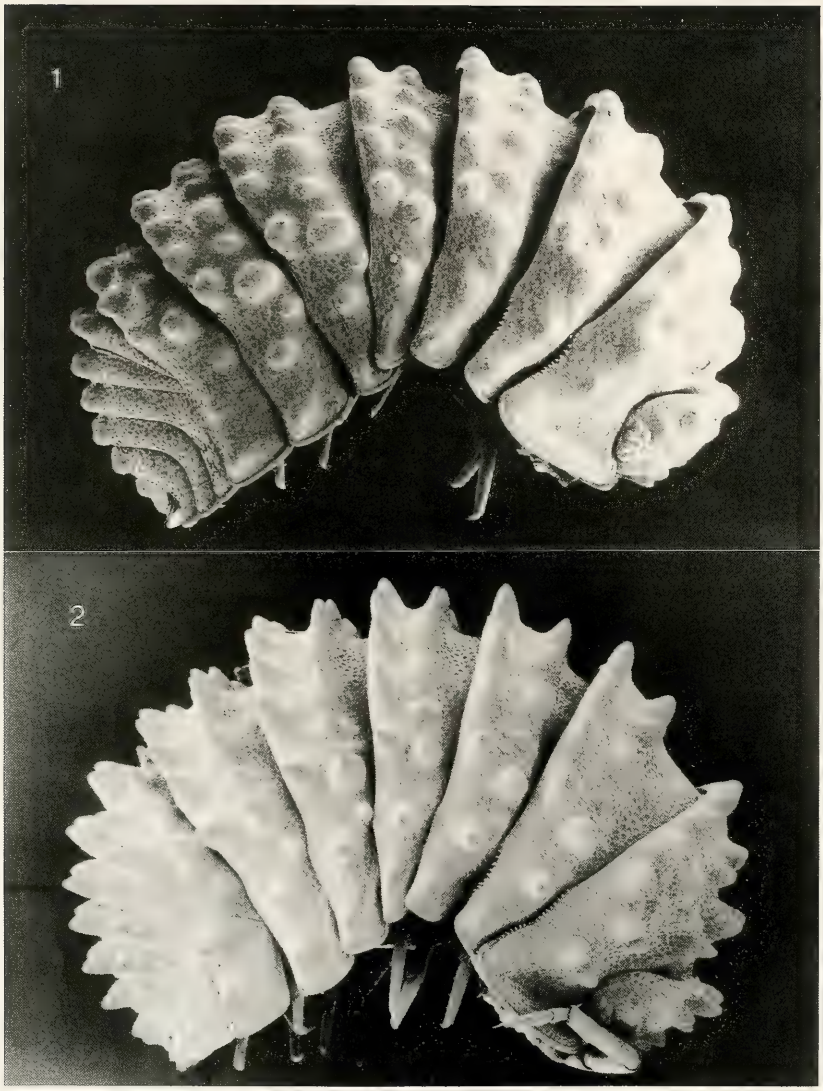
*) 14th contribution: Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) Nr. 509: 23 pp. (1994).

1. The genus *Echinarmadillidium* Verhoeff, 1901

Type-species: *Armadillidium fruxgalii* Verhoeff, 1900.

VERHOEFF (1901: 34) institutes the genus *Echinarmadillidium*, basing it on the species *fruxgalii* which was described the year before by the same author as *Armadillidium fruxgalii* (VERHOEFF 1900: 128). The following diagnostic characters are given for the new genus:

1. With schisma on pereion-epimera I and II.
2. With groove along margin of epimera I.

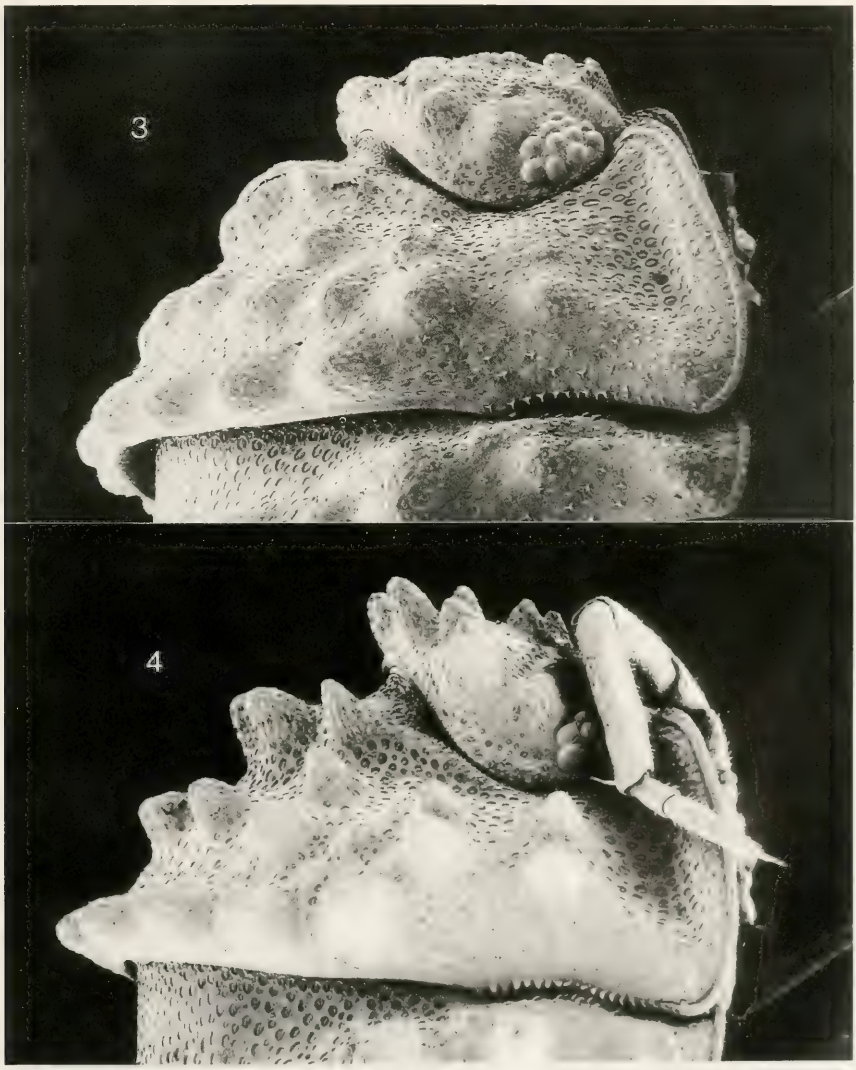


Figs. 1–2. *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp. – 1. Specimen from island Levitha (SMNS T317); – 2. Specimen from island Serifos (SMNS T314).

3. Distal segment of antennular flagellum more than 5 times longer than proximal one.
4. Telson terminally truncate.

VERHOEFF describes a number of characters concerning the mouthparts which will not be considered here because they are shared by other genera of the Armadillidiidae. The subsequent key to identify the then known genera and subgenera of this family is useless because the terminology is dubious and there is not a single figure to clarify the morphological situation.

Taking into account the new Greek species described in the present paper, we can accept the characters 1–4 mentioned above for a diagnose of the genus *Echinarmadillidium*, adding the following ones:



Figs. 3–4. *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp.; head and pereion-tergite I in lateral view; same specimens as in figs. 1 and 2.

5. Head morphology of *Armadillidium*-type, with well-developed linea frontalis and with linea antennalis reduced laterally.
6. Tergites with pronounced and individualized tubercles, with a row of 8 to 10 tubercles along the posterior margin of the cephalothorax.

Phylogenetically *Echinarmadillidium* belongs to the *Armadillidium*-group. The genus *Armadillidium* is, however, possibly not a monophyletic unit, so before this question is solved nothing can be said about precise relationships inside this group.

Until today two species of *Echinarmadillidium* were known: *E. fruxgalii* (Verhoeff, 1900) and *E. strouhali* Verhoeff, 1939, both from the southwestern corner of the former Yugoslavia. Figures for *E. fruxgalii* are given by VERHOEFF (1939), for *E. strouhali* by STROUHAL (1934) (where it was identified as *E. fruxgalii*).

E. absoloni Strouhal, 1934 was later considered a separate genus *Cyphodillidium* Verhoeff, 1939, and *E. strouhali* Frankenberger, 1938 (not Verhoeff, 1939) was transferred to the genus *Macrotelsonia* (ARCANGELI 1939), belonging to the family Tendosphaeridae.

Rather surprisingly, our new findings prove the presence of the genus *Echinarmadillidium* on many islands of the southern Aegaean. This demonstrates once more that the faunistic investigation of the Aegaean islands is far from being completed, in spite of the fact that swarms of naturalists from many countries have been collecting there during the past hundred years. For the time being we consider these Aegaean populations to belong to two new species which are described and figured on the following pages.

1.1. *Echinarmadillidium cycladicum* **n. sp.**

Holotype: ♂, 2.5 mm long, Greece, Aegaean island Anafi, near Megalos Rukunas, leg. SFENTHOURAKIS 2. II. 1992 (ZMUA).

Paratypes: 3 ♂♂, 26 ♀♀ (all without marsupium), same data as holotype (6 ♀♀: SMNS T312; 2 ♂♂, 20 ♀♀: ZMUA). – 1 ♀ without marsupium, island Pakhia 8 km S Anafi, leg.

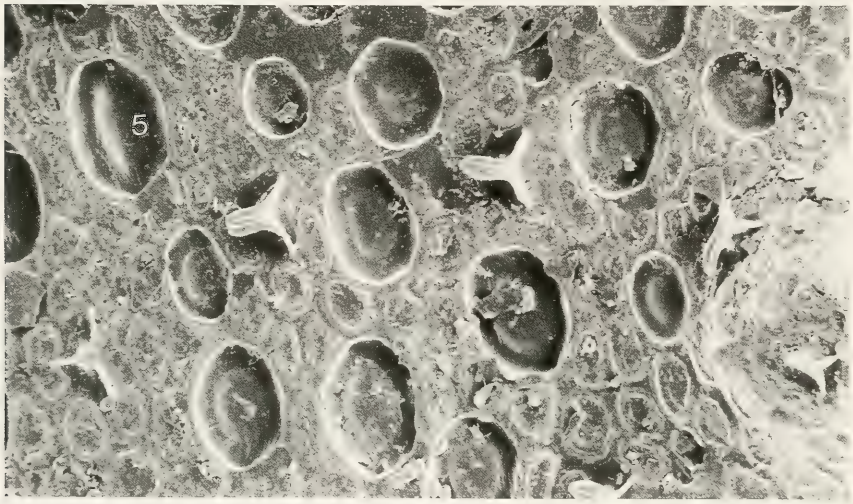
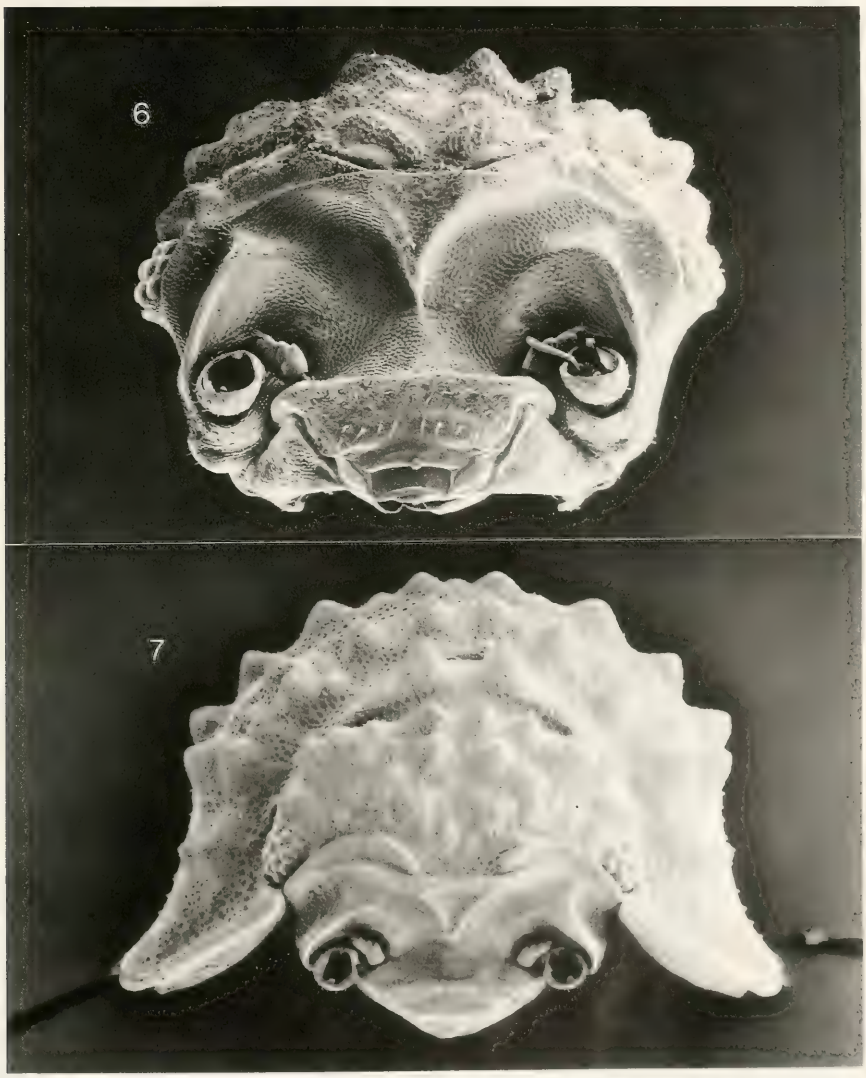


Fig. 5. As fig. 1, micro-structure of tergite surface.

SFENTHOURAKIS 21. III. 1993 (ZMUA). – 4 ♂♂, 4 ♀♀ without marsupium, island Eastern Ftena 4 km S Anafi, leg. SFENTHOURAKIS 22. III. 1993 (ZMUA). – 6 ♀♀ without marsupium, island Folegandhros, leg. MYLONAS II. 1980 (ZMUA). – 3 ♀♀ without marsupium, island Ios, 1 km W village Ios, leg. SCHMALFUSS 9. V. 1991 (SMNS T318). – 3 ♀♀ without marsupium, island Anidhros 15 km SW Amorgos, leg. SFENTHOURAKIS 20. III. 1993 (ZMUA). – 1 ♂, 2 ♀♀ without marsupium, island Amorgos, in front of Nikuria, leg. SFENTHOURAKIS 30. III. 1992 (1 ♀: SMNS T315; 1 ♂, 1 ♀: ZMUA). – 1 ♀ without marsupium, island Kinaros 25 km NE Amorgos, leg. SFENTHOURAKIS 15. I. 1990 (ZMUA). – 5 ♂♂, 60 ♀♀ (6 with marsupium), island Levitha 40 km NE Amorgos, leg. SFENTHOURAKIS 16. I. 1990 [9 ♀♀ (one with marsupium): SMNS T317; 5 ♂♂, 51 ♀♀: ZMUA]. – 3 ♂♂, 36 ♀♀ without marsupium,



Figs. 6–7. *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp. from island Anafi (SMNS T312). – 6. Head in frontal view; – 7. Head and pereion-tergite I in frontodorsal view.

island Antiparos, eastern part, leg. Sfenthourakis 18. XI. 1990 (ZMUA). – 2 ♂♂, 1 ♀ without marsupium, island Sifnos, Kamares, leg. Sfenthourakis 13. II. 1990 (ZMUA). – 1 ♂, 1 ♀ without marsupium, island Sifnos, Kastro, leg. Sfenthourakis 10. II. 1990 (ZMUA). – 15 ♂♂, 17 ♀♀ without marsupium, island Serifos, Megalo Livadhi, leg. Sfenthourakis 16. II. 1990 (1 ♂, 4 ♀♀: SMNS T314; 14 ♂♂, 13 ♀♀: ZMUA). – 2 ♀♀ without marsupium, island Sikinos, leg. Mylonas 23. I. 1980 (SMNS T313). – 1 ♂, 5 ♀♀ (2 with marsupium), island Dhia 15 km N Iraklio/Crete, pothole Petrokotsifu, leg. Paragamian 13. IV. 1989 (1 ♂, 2 ♀♀: SMNS T320, 3 ♀♀: coll. Paragamian).

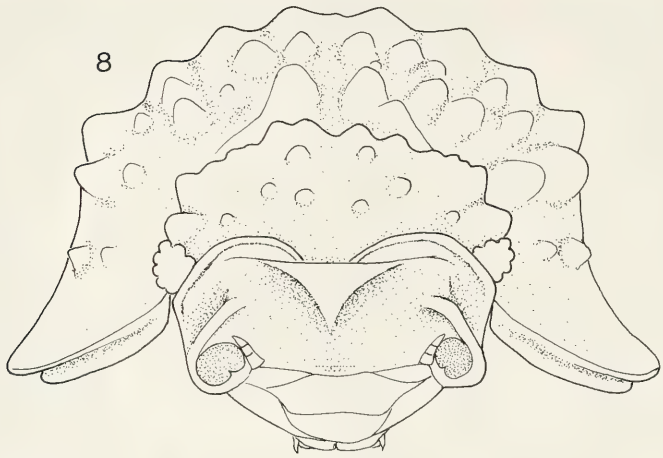


Fig. 8. *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp.; ♀ without marsupium, 5 mm long, head and pereion-tergite I in frontodorsal view.

Fig. 9. *Echinarmadillidium armathianum* n. sp.; ♀ without marsupium, 6 mm long (holotype).

Description

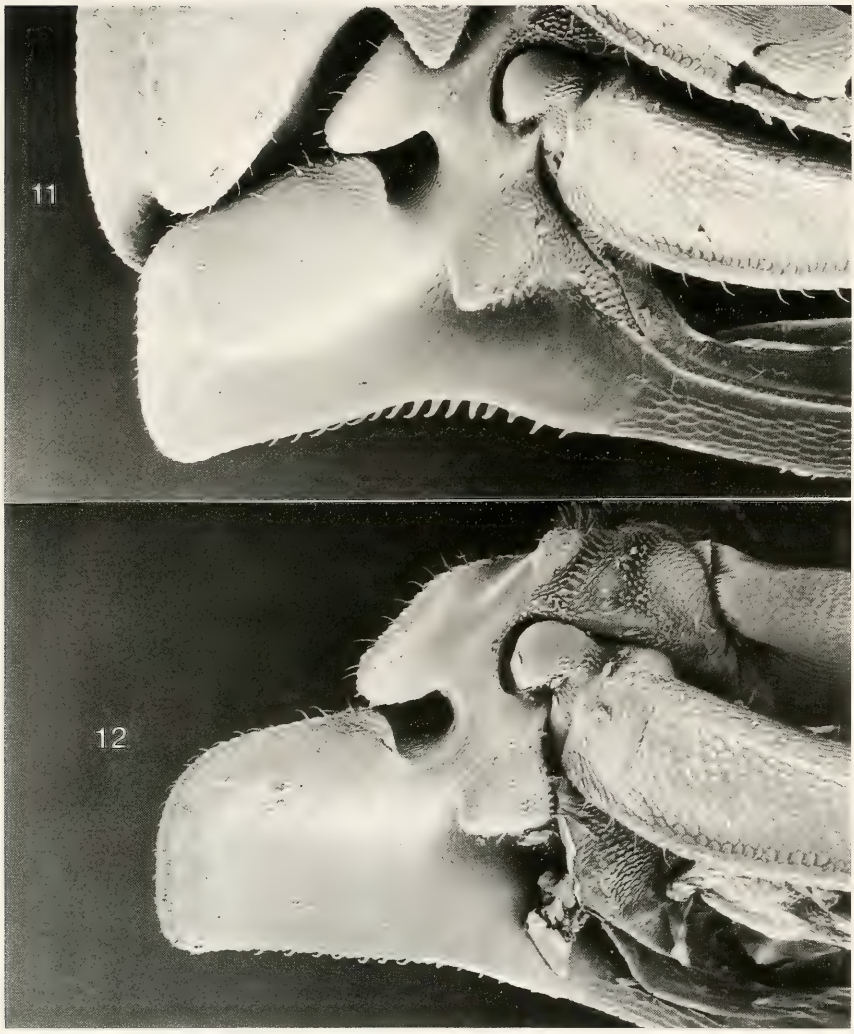
Dimensions: Females up to 8 mm long, males only half this size.

Coloration: White, with violet brown pigmentation on the middle parts of pereion-tergites, the epimera of the pleon and the telson. Since all samples were found in light sandy substrate, the spotty pigmentation might help to dissolve the body shape, a strategy directed against optically orientating predators, e. g. birds.

Tergal cuticular structures: All tergal parts are covered with pronounced tubercles (figs. 1–4, 6–8, 13). The head bears a row of 8 tubercles on the hind margin. The pereion-tergites have two rows of tubercles, each row consisting again of 8 tubercles, the posterior row being more pronounced. Tergite I has an additional frontal pair of large tubercles. The pleon-tergites are equipped with two tubercles along the midline (figs. 14). On the telson there are three tubercles arranged in a triangle (fig. 16). The pereion-epimera and the lateral parts of the pleon-tergites have a varying number of very slight tubercles. The number of tubercles is the same in big adults and in juveniles only half the adult size. In the specimens from Sifnos and Serifos the

Fig. 10. *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp., as fig. 6; pereion-epimera I and II in ventral view.

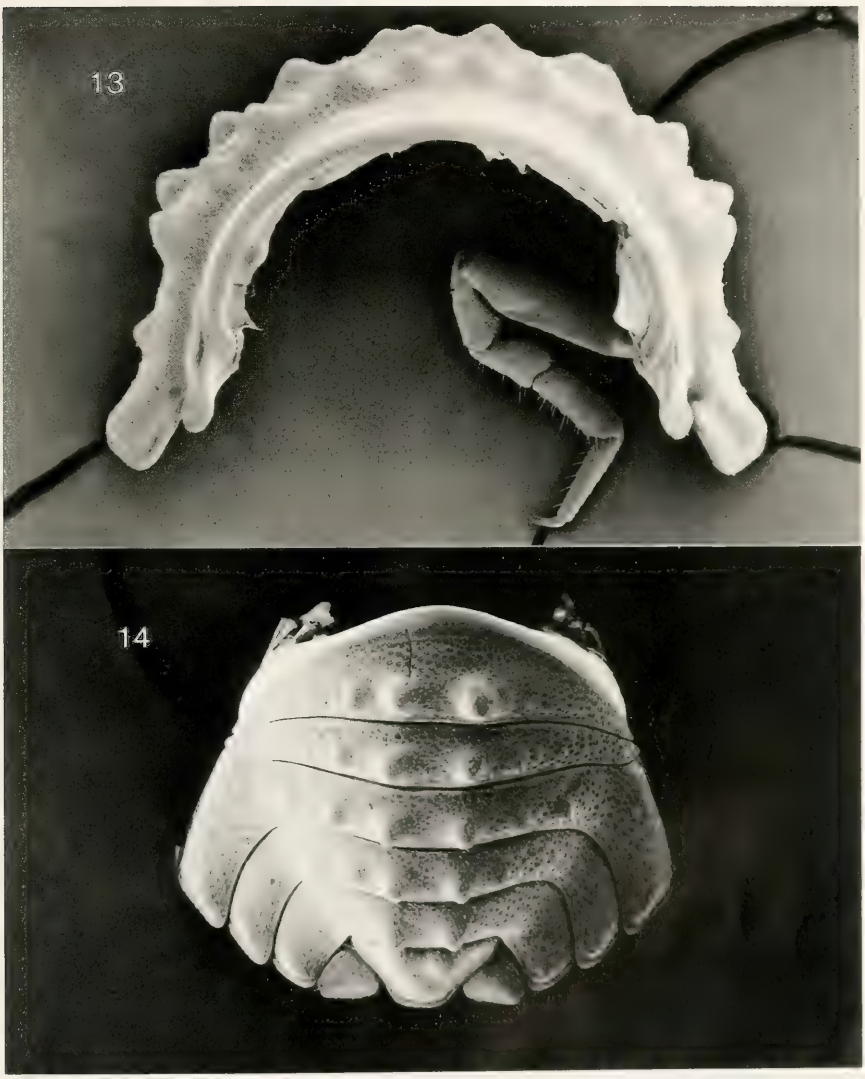
tuberculation is higher and the tubercles are apically sharply pointed, not rounded as in the samples from the other islands; also the small lateral tubercles are more pronounced and pointed and thus more conspicuous. Functionally the tuberculation could be interpreted as a reinforcement of the tergites, avoiding easy crushing by certain predators (compare SCHMALFUSS 1975) and/or as a device to minimize contact area with wet substrate as it was ascribed to the longitudinal ridges in a number of endogean isopod genera (SCHMALFUSS 1977). So for the different tuberculation of the Serifos-Sifnos population differences in micro-habitats or in predator-pressure should be responsible.



Figs. 11–12. *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp., as fig. 6. – 11. Epimeron II in ventral view; – 12. Epimeron III in ventral view.

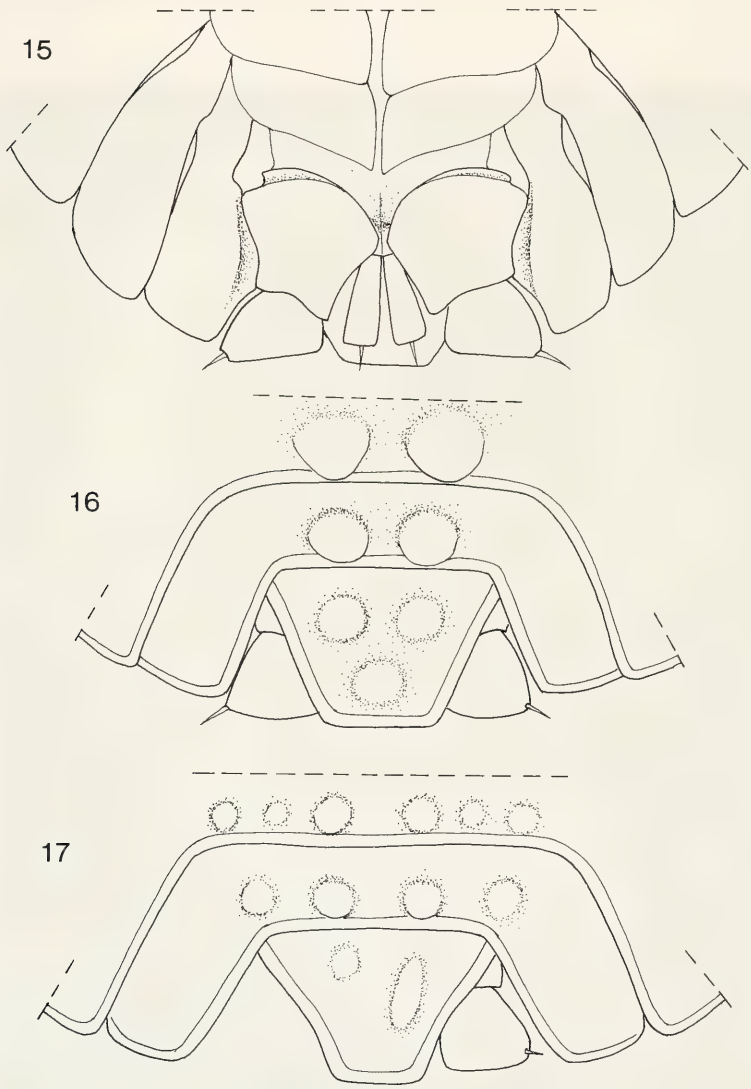
Head morphology of *Armadillidium*-type, with well-developed postscutellar ridge (= linea frontalis) forming the fronto-lateral corners of the head, while the scutellar ridge (= linea antennalis) does not reach the lateral corners (figs. 6–8). Eyes in adult specimens with around 11 ommatidia.

Pereion-epimera I with schisma and ventral groove, the exterior lobe of the schisma reaching farther behind than the interior one (fig. 10). Epimera II with interior lobe (fig. 10–11). Epimera II, III and (less pronounced) IV frontally with a very peculiar invagination (figs. 10–12). The triangular cones behind the leg-articulation guarantee a safe fixing of the tergites towards each other during enrollment and



Figs. 13–14. *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp., as fig. 6. – 13. Pereion-tergite II in frontal view; – 14. Pleon, dorsal view.

thus the stability of the enrolled animal. They are present also in other genera of the Armadillidiidae. Dorsally the hind margins of epimera I and II and the frontal parts of epimera II and III bear a row of modified triangular setae that have the shape of shark-teeth (figs. 3–4, 11). The function is unknown, but perhaps these structures and the invaginations mentioned above are part of a modified water-conducting system. These two characters (invaginations and shark-teeth setae) are also present in



Figs. 15–16. *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp. from island Levitha. – 15. ♀, 7 mm long, terminal part of pleon, ventral view; – 16. as fig. 15, dorsal view.

Fig. 17. *Echinarmadillidium armathianum* n. sp., ♀ (holotype), 6 mm long, terminal part of pleon, dorsal view.

E. armathianum, but, according to the descriptions, seem to be lacking in the Yugoslavian species of *Echinarmadillidium*.

Telson terminally truncate (figs. 14–16).

Antennula three-jointed, with a terminal bunch of aesthetasks (fig. 18). Antenna stout and short, flagellum with distal joint about three times as long as proximal one (fig. 19–21).

Male pereiopod I see fig. 23, merus and carpus without dense brush of stout spines as present in many species of *Armadillidium*. Pereiopod VII see figs. 24–27, without conspicuous sexual modifications.

Shape of male pleopod-exopodite very variable (figs. 28–33), always with an indented margin of the respiratory field. Female exopodite I consisting only of respiratory part (fig. 37). Male endopodite I see fig. 34. Male exopodite II with usual elongate medial part (fig. 36), female exopodite II see fig. 38. Male endopodite II barely longer than endopodite I, with abruptly thinner distal part (fig. 35). Uropods see fig. 15.

Data on ecology and reproduction

All samples were found on calcarious sandy substrate at or near the sea-shore.

Of 167 females examined only 8 have a marsupium. Six are part of a sample of 60 females collected on the island Levitha in mid-January, two have been found in April. The material has been collected between November and April, so these data suggest a main reproductive period in mid-winter, with a peak perhaps in December.

Fig. 18. *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp. from island Anafi (SMNS T312), antennula.

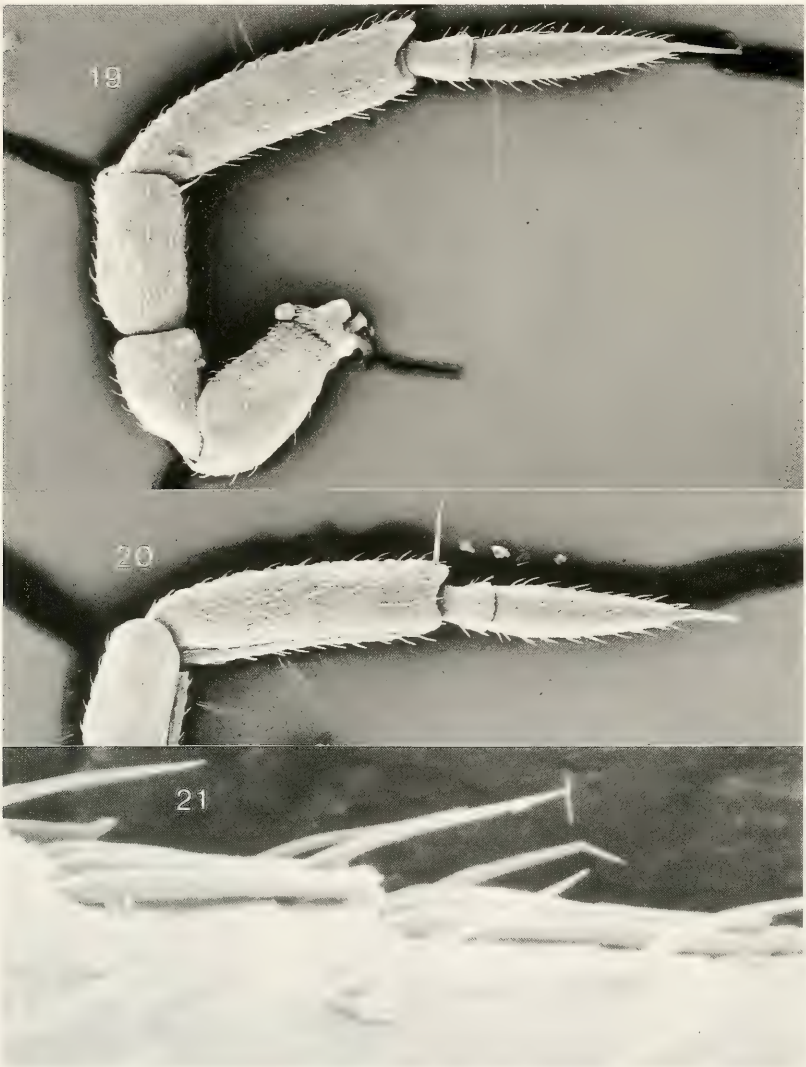
1.2. *Echinarmadillidium armathianum* **n. sp.**

Holotype: ♀ without marsupium, Greece, Karpathos archipelago (SE-Aegaean), island Armathia, leg. PIEPER 19. IV. 1983.

Description

Dimensions: 6 x 3 mm.

Coloration: Posterior parts of tergites with light violet-brown pigmentation, conspicuously differing from the coloration pattern of *E. cycladicum*.



Figs. 19–21. *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp. from island Serifos (SMNS T314), ♂. – 19–20. Antenna from upper and lower side; – 21. Aesthetascs on flagellum.

Morphologically very similar to *E. cycladicum*, but with pronounced differences concerning the inclination of the epimera; in *armathianum* they are conspicuously flatter, so the animal is wider than specimens of *cycladicum* of comparable length (compare figs. 8–9). There are slight differences in the head morphology, and the antenna shows clearly different proportions (figs. 19, 22). The pleon-tergite V has 4 tubercles, compared to 2 in *cycladicum* (figs. 16–17). Since only one female is known nothing can be said about male sexual characters.

Data on ecology and reproduction

The single specimen has been collected on the presently uninhabited island of Armathia, which has a size of about 3 x 1.5 km. It consists mainly of calcarious

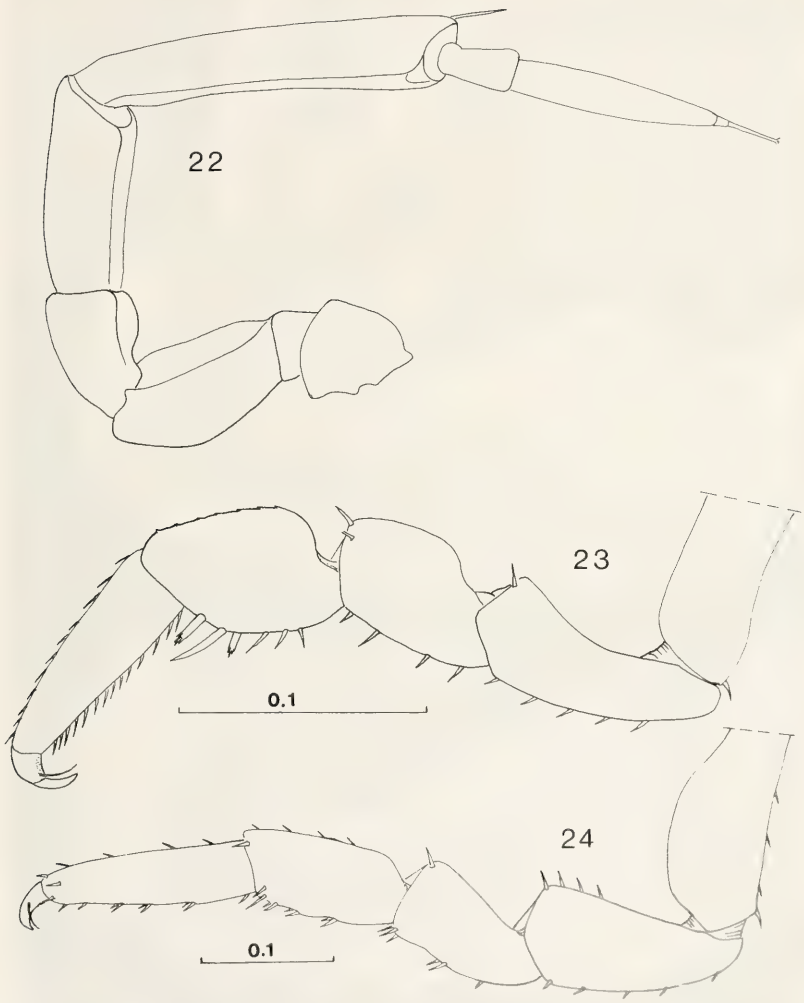
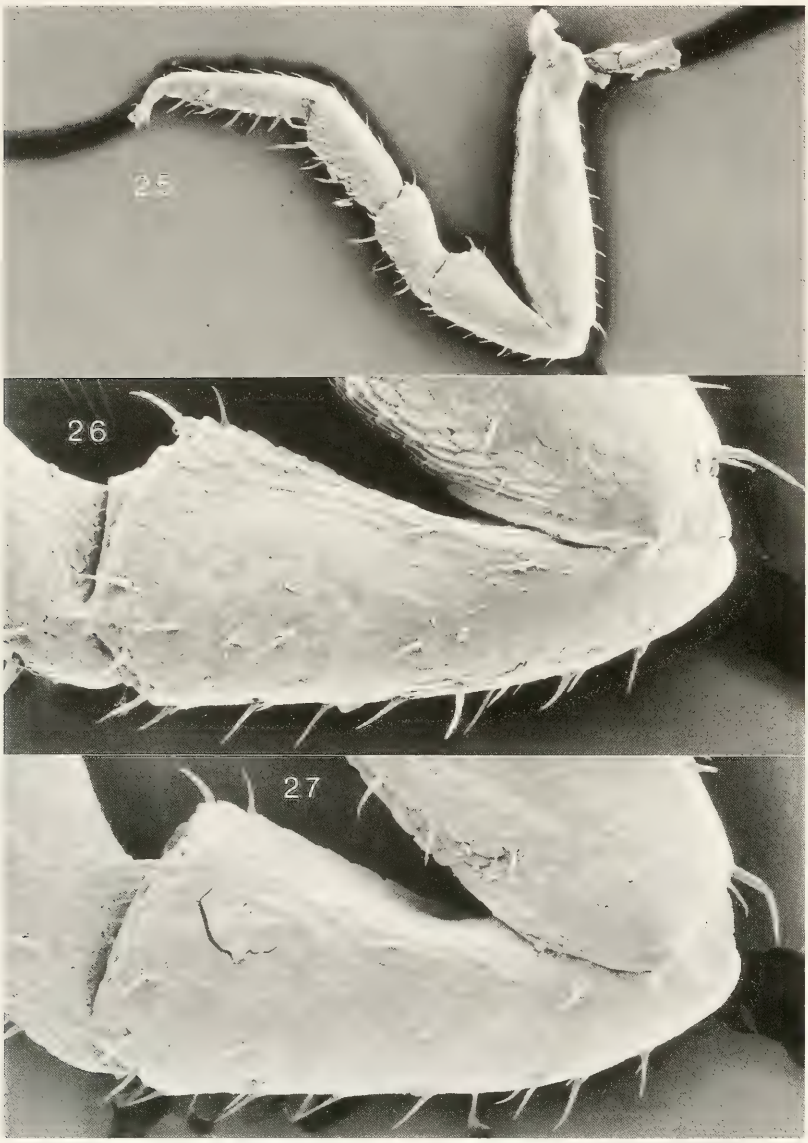


Fig. 22. *Echinarmadillidium armathianum* n. sp., ♀ (holotype), antenna.
Figs. 23–24. *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp.; ♂ 2.5 mm long, from Anafi (holotype). – 23. Pereiopod I; – 24. Dito, pereiopod VII. – Scales in [mm].

rocks, and abandoned houses show that in the past at least temporarily it was inhabited by a small human population. The island is covered by phrygana vegetation and is grazed by goats. There is a distance of about 3 km between Armathia and Kasos Island. Although Kasos and Karpathos have been intensively investigated for terrestrial isopods no *Echinarmadillidium* specimens have been found on these bigger islands of the archipelago. The exact locality where the animal has been found on Armathia cannot be reconstructed.

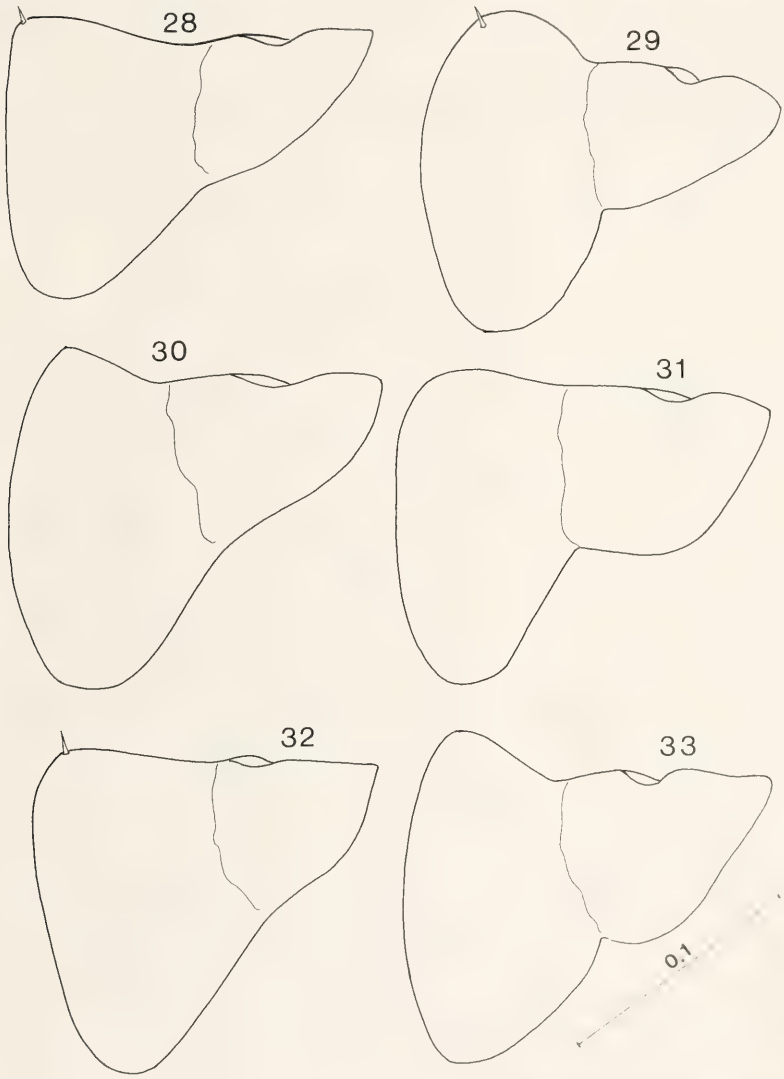


Figs. 25–27. *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp.; ♂ from Serifos (SMNS T314). – 25. Pereiopod VII; – 26.–27. Ischium VII from both sides.

The single female seems to be adult. No marsupium is present, so the time of capture (April) does not seem to be inside the main reproduction period.

1.3. *Echinarmadillidium* sp. from Crete

Dr. S. ANDREEV (Sofia) has sent us specimens of *Echinarmadillidium* from Knossos on Crete, which may belong to *E. cycladicum* n. sp., or they are representatives of a third Aegaean species of that genus. The material will be published by Dr. ANDREEV.



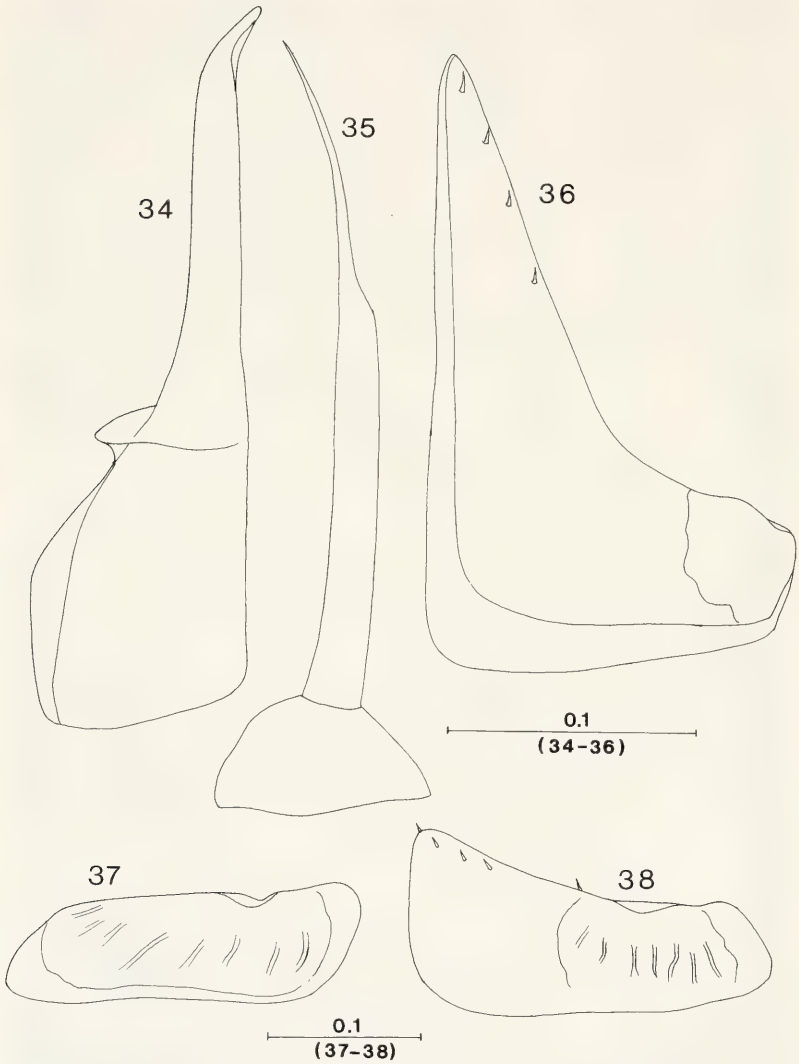
Figs. 28–33. *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp.; pleopod-exopodites I from different islands. – 28. ♂ from Anafi, 2.5 mm long; – 29. ♂ from Eastern Ftena, 3 mm long; – 30. ♂ from Levitha, 3 mm long; – 31. ♂ from Antiparos, 3 mm long; – 32. ♂ from Serifos, 3 mm long; – 33. ♂ from Sifnos, 3 mm long. – Scale in [mm].

2. The genus *Paxodillidium* Schmalfuss, 1985

Type-species: *Paxodillidium schawalleri* Schmalfuss, 1985 by monotypy.

Diagnostic characters:

1. Head morphology of the *Eluma*-type: Linea post-scutellaris, which very probably corresponds to the linea frontalis of other Oniscidea, reduced, linea antennalis (forming the upper margin of the frontal triangle) continued laterally to the eyes.



Figs. 34–38. *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp. – 34. ♂ from Serifos, 3 mm long, pleopod-endopodite I; – 35. Dito, pleopod-endopodite II; – 36. Dito, pleopod-exopodite II. – 37. ♀ from Serifos, 4.5 mm long, pleopod-exopodite I; – 38. Dito, exopodite II. – Scales in [mm].

2. Epimera of pereion-tergite I without schisma and groove.
3. Four giant tubercles on the posterior margin of the head and on each pereion-tergite.
4. Oblique lateral ridge ventrally on protopodite of uropod (figs. 42–43) (not mentioned in the original description).

Phylogenetically *Paxodillidium* is probably closely related to the genus *Cyphodillidium* Verhoeff, 1939. If the oblique ridge on the uropod-protopodite in *Trichodillidium* Schmalfuss, 1989 (SCHMALFUSS 1989: 211, fig. 13) is homologous with this character in *Paxodillidium, Trichodillidium* should be one of the closest relatives of *Paxodillidium*.

At present only one species of *Paxodillidium* is known from the Greek Ionian islands.

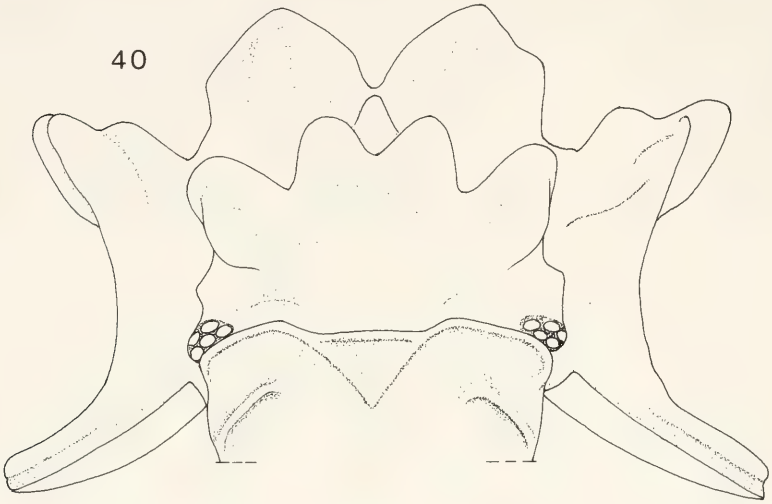
Fig. 39. *Paxodillidium schawalleri*; paratype ♀ from island Paxí, lateral view of rolled-up animal (from SCHMALFUSS 1985).

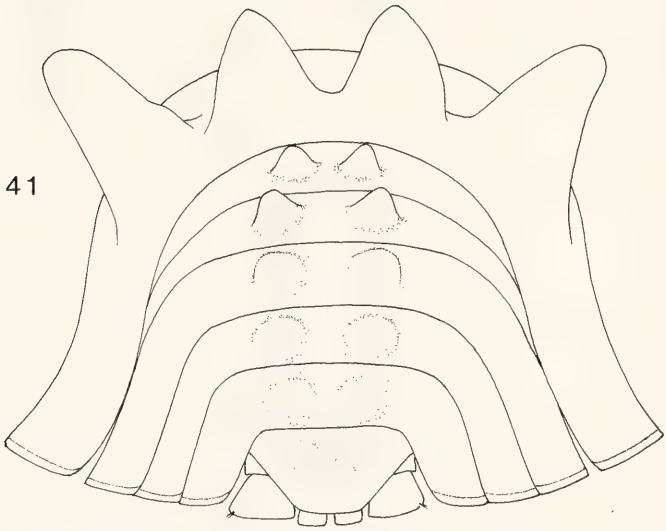
2.1. *Paxodillidium schawalleri* Schmalfuss, 1985

Paxodillidium schawalleri: Schmalfuss 1985: 5, figs. 7–13.

Location of types

♂ holotype and 1 ♂ and 1 ♀ paratypes from island Paxí in SMNS, 1 ♂ paratype from island Paxí in the Zoological Museum of the University of Florence/Italy, 1 ♂ and 1 ♀ paratypes from island Kerkira in the Natural History Museum of Leiden/Holland.





Figs. 40–41. *Paxodillidium schawalleri*; holotype ♂ from island Paxí (from Schmalfuss 1985). – 40. Head and pereion-tergite I in frontal view; – 41. Pereion-tergite VII and pleon in caudal view.

Fig. 42. *Paxodillidium schawalleri*; ♂ from island Ithaki (SMNS 2175), uropods in situ, ventral view.

New records

3 specimens, islet Mogonisi on the southern tip of the island Paxí, leg. SCHAWALLER & SCHEUERN 19. IV. 1981 (SMNS 1391). – 4 specimens, island Ithaki, Yerakhori, *Quercus-ilex*-wood, leg. MAHNERT 20. IV. 1972 (SMNS 2175: 1 ♂, MHNG: 3 specimens). – 2 specimens, island Kefallinia, Livadhi, leg. HAUSER 1. IV. 1971 (MHNG). – 1 specimen, island Kefallinia, Sami, phrygana, leg. HAUSER & LÖBL 31. III. 1971 (MHNG). – 1 specimen, island Zakinthos, Skopos Mt., leg. MAHNERT 22. IV. 1972 (MHNG). – 1 ♂, Strofadhes islands S Zakinthos, island Stamfani, leg. SFENTHOURAKIS 6. XII. 1991 (ZMUA).

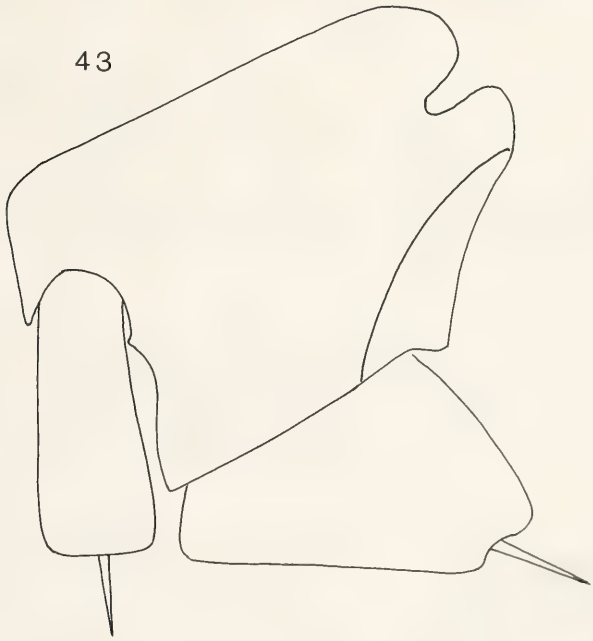


Fig. 43. *Paxodillidium schawalleri*; paratype ♂ from island Paxí, detached uropod in ventral view.

Further records

Ionian islands Kerkira and Paxí S Kerkira (SCHMALFUSS 1985).

Distribution

Presently known from the Greek Ionian islands, but no records from the adjacent mainland.

Description

Maximum dimensions: 6.0 x 3.0 mm (♂ from island Ithaki).

Coloration: White, without pigmentation.

Tergal cuticular structures: Four huge tubercles on posterior part of head and on each pereion-tergite (figs. 39–40). The function of these gigantic tubercles might be the same as the one ascribed to corresponding structures of the African genus *Stegosauroniscus* (SCHMALFUSS 1975): The tubercles increase the diameter of the rolled-up animal considerably, so the species might escape the prey-size spectrum of certain predators (lizards, geckos). Additionally the tubercles of *Paxodillidium* may cause injuries in the mouth cavity and the esophagus of these vertrebrate predators. Pleon and telson with two small tubercles each along the mid-line (fig. 41).

Fig. 44. Records of *Paxodillidium schawalleri*, *Echinarmadillidium cycladicum* n. sp. and *E. armathianum* n. sp.

The species is unmistakable by the enormous individualized tuberculation of the tergites. Uropods and telson see figs. 41–43. Additional figures of ventral morphology of pereion-epimera I and II, ischium VII ♂ and pleopods I ♂ are given in the original description (SCHMALFUSS 1985).

3. Abbreviations and acknowledgments

MHNG = Muséum d'Histoire naturelle de Genève,
SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart,
ZMUA = Zoological Museum of the University of Athens.

We wish to thank Prof. M. MYLONAS (Iraklio, Crete), K. PARAGAMIAN (Iraklio, Crete), Dr. H. PIEPER (Kiel), Dr. W. SCHAWALLER (SMNS) and J. SCHEUERN (Westum) for samples of the isopod species treated (now in ZMUA and SMNS respectively) and Dr. B. HAUSER (MHNG) for the loan of isopod material. We also appreciate the work of S. LEIDENROTH (SMNS), who produced the SEM-photographs.

4. Literature

ARCANGELI, A. (1939): Sopra alcune forme della famiglia Armadillidiidae (Crostacei Isopodi terrestri) erroneamente interpretate. – Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino (Ser. 3): **47**: 169–171; Torino.

SCHMALFUSS, H. (1975): Morphologie, Funktion und Evolution der Tergithöcker bei Landisopoden. – Z. Morph. Tiere **80**: 287–316; Berlin & Heidelberg.

– (1977): Morphologie und Funktion der tergalen Längsrippen bei Landisopoden (Oniscoidea, Isopoda, Crustacea). – Zoomorph. **86**: 155–157; Berlin & Heidelberg.

– (1985): Zwei bemerkenswerte neue Landisopoden-Arten von der griechischen Insel Paxí. – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Serie A) Nr. 380: 11 pp.; Stuttgart.

– (1989): Die Land-Isopoden (Oniscidea) Griechenlands. 10. Beitrag: Gattung *Trichodillidium* g. n. (Armadillidiidae). – Sber. öst. Akad. Wiss. (math.-nat. Kl., Abt. 1) **197**: 207–214; Vienna.

STROUHAL, H. (1934): Stark gehöckerte und bestachelte Armadillidiidae. – Zool. Anz. **108**: 291–304; Leipzig.

VERHOEFF, K. (1900): Über paläarktische Isopoden (2. Aufsatz). – Zool. Anz. **23**: 117–130; Leipzig.

– (1901): Über paläarktische Isopoden (3. Aufsatz). – Zool. Anz. **24**: 33–41; Leipzig.

– (1939): Über einige balkanische Isopoda terrestria. – Studien allg. Karstforsch. (B, Biol. Ser.) Nr. 6: 10 pp.; Brünn.

Authors' addresses:

Dr. HELMUT SCHMALFUSS, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany,

Dr. SPYROS SFENTHOURAKIS, University of Athens, Faculty of Sciences, Department of Biology, Section of Ecology and Taxonomy, Panepistimioupolis, Ilissia, GR-15771 Athens, Greece.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

H
732
VH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 519	21 S.	Stuttgart, 15. 5. 1995

New Species of Terrestrial Isopods (Oniscidea) from the Central Aegean Islands

By Spyros Sfenthourakis, Athens

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

With 60 figures

Summary

Eight new species of terrestrial isopods (Oniscidea) from the islands of the central Aegean (Greece) are described in the present paper. One belongs to the family Trichoniscidae (*Trichoniscus oedipus* **n. sp.**), one to the Trachelipodidae (*Protracheoniscus kalymnius* **n. sp.**) and the other six to the Armadillidiidae (*Schizidium tinum* **n. sp.**, *Paraschizidium aegaeum* **n. sp.**, *P. album* **n. sp.**, *P. falkonerae* **n. sp.**, *P. levithae* **n. sp.** and *P. polyvotisi* **n. sp.**). The phylogenetic systematics of the epigean Greek species of *Schizidium* and *Paraschizidium* are discussed.

Zusammenfassung

Acht neue Landisopoden-Arten (Oniscidea) werden von den Inseln der zentralen Ägäis (Griechenland) beschrieben. Eine Art gehört zur Familie Trichoniscidae (*Trichoniscus oedipus* **n. sp.**), eine zu den Trachelipodidae (*Protracheoniscus kalymnius* **n. sp.**) und die übrigen sechs zu den Armadillidiidae (*Schizidium tinum* **n. sp.**, *Paraschizidium aegaeum* **n. sp.**, *P. album* **n. sp.**, *P. falkonerae* **n. sp.**, *P. levithae* **n. sp.** und *P. polyvotisi* **n. sp.**). Die phylogenetische Systematik der epigäischen griechischen *Schizidium*-Arten und der griechischen *Paraschizidium*-Arten wird diskutiert.

Contents

1. Introduction . . . 2
2. Trichoniscidae . . . 2
   2.1. *Trichoniscus oedipus* **n. sp.** . . . 2
3. Trachelipodidae . . . 3
   3.1. *Protracheoniscus kalymnius* **n. sp.** . . . 3
4. Armadillidiidae . . . 9
   4.1. *Schizidium tinum* **n. sp.** . . . 9
   4.2. *Schizidium* sp. . . . 13
   4.3. *Paraschizidium aegaeum* **n. sp.** . . . 14
   4.4. *Paraschizidium album* **n. sp.** . . . 14
   4.5. *Paraschizidium falkonerae* **n. sp.** . . . 18
   4.6. *Paraschizidium levithae* **n. sp.** . . . 18
   4.7. *Paraschizidium polyvotisi* **n. sp.** . . . 18
5. Acknowledgments . . . 21
6. Literature . . . 21

1. Introduction

The terrestrial isopod fauna of the central Aegean islands was hitherto insufficiently known. After the publication of STROUHAL (1937) there has been no paper dealing with it besides a few descriptions of new species. In the check-list of SCHMALFUSS (1979) 35 species from central Aegean islands are recorded while, at that time, 5 more species of the genus *Armadillidium* (not included in the list) were known to be present on some of the islands. Until today 9 more species have been described from this area.

During the past five years I have been collecting nontroglobitic Oniscidea on 43 central Aegean islands and islets lying to the north of the volcanic arc. The total number of species found is 69. Nine of them are new for science, four are of uncertain identity and fourteen are new records for the area. The purpose of the present paper is to give the descriptions of the new species collected. One of them (*Echinarmadillidium cycladicum*) has been described by SCHMALFUSS & SFENTHOURAKIS (1995). The other eight belong to four genera, one to *Trichoniscus* Brandt, 1833, one to *Protracheoniscus* Verhoeff, 1917 (sensu lato), one to *Schizidium* Verhoeff, 1901 and five to *Paraschizidium* Verhoeff, 1917 (sensu SCHMALFUSS 1981).

The distribution of the species is mapped in figs. 59–60.

All type material is located at the Zoological Museum of the University of Athens, Greece, except for the specimens deposited in the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany (indicated by: *SMNS*).

Abbreviations: *j* = juvenile; *isl.* = island.

2. Trichoniscidae

2.1. *Trichoniscus oedipus* n. sp.

Holotype: 1 ♂, 3,5 mm long, Andros isl., Aipathia, 13. IV. 1989.

Paratypes: 1 ♂, 9 ♀♀ (1 with marsupium), same collecting data; – 1 ♂, 1 ♀, Andros isl., Chora, 14. IV. 1989; – 1 ♂, 4 ♀♀, Andros isl., Vourkoti, 14. IV. 1989; – 2 ♀♀, Andros isl., Apikia, 14. IV. 1989; – 3 ♂♂, 4 ♀♀ (1 with marsupium), 1 j, Andros isl., Arni, 17. IV. 1989 (SMNS); – 1 ♀, Andros isl., Batsi, 17. IV. 1989; – 1 ♂, 5 ♀♀ (2 with marsupium), Andros isl., Vitali, 26. II. 1991; – 3 ♂♂, 8 ♀♀ (2 with marsupium, 3 with larvae), Andros isl., Varidi, 27. II. 1991; – 5 ♂♂, 12 ♀♀, Ateni, Andros isl., 28. II. 1991; – 1 ♀, Andros isl., Allantino, 1. III. 1991; – 3 ♂♂, 4 ♀♀, Samos isl., Zervou, 24. XI. 1989; – 1 ♀, Samos isl., Valmari, 25. XI. 1989; – 4 ♂♂, 3 ♀♀, Samos isl., Rema Tourkomylona, 27. XI. 1989; – 1 ♂, Samos isl., Mytilinioi, 24. XI. 1989; – 1 ♀, Samos isl., Psili Ammos, 25. XI. 1989; – 3 ♀♀ (1 with marsupium), Samos isl., Mesonisi, 14. IV. 1991; – 1 ♀, Samos isl., Kastania, 15. IV. 1991; – 3 ♀♀, Ikaria isl., Perdiki, 5. XII. 1990; – 1 ♀, Ikaria isl., Velanidies, 6. XII. 1990; – 1 ♂, Ikaria isl., Karavostamo, 7. XII. 1990; – 1 ♀, Ikaria isl., Kosikia, 8. XII. 1990; – 1 ♂, 3 ♀♀, Ikaria isl., Pezi, 10. XII. 1990; – 20 ♀♀ (15 with marsupium), Astypalea isl., Agios Konstantinos, 12. I. 1991; – 3 ♂♂, 9 ♀♀ (4 with marsupium), Astypalea isl., Ai-Giannis, 13. I. 1991; – 1 ♂, 6 ♀♀ (2 with marsupium), Astypalea isl., Agios Eleftherios, 13. I. 1991; – 4 ♂♂, 11 ♀♀, 2 j, Levitha isl., 16. I. 1990; – 1 ♂, 1 ♀ (with marsupium), 1 j, Mykonos isl., Ftelia, 27. III. 1989; – 1 ♂, Mykonos isl., Mavra Vouna, 28. III. 1989; – 3 ♂♂, Sifnos isl., Kastro, 10. II. 1990; – 1 ♂, Serifos isl., Koparia, 17. II. 1990; – 1 ♂, Evvoia isl., Lala, 7. XI. 1989; – 1 ♂, 2 f, Evvoia isl., Marmari, 7. XI. 1989.

Description

Dimensions: Maximal length of both sexes 4 mm.

Coloration: Larger individuals with intense reddish coloration. In some populations coloration is slightly reduced. First two pleonites are yellowish in most individuals, a trait that is more apparent in live specimens.

Cephalon: As in the other species of the genus. Eyes with 3 large ommatidia.

Antenna: Flagellum usually with 3 articles (fig. 1). In some individuals a fourth article is present but not easily discerned.

Antennula: Relatively large, consisting of 3 articles with long aesthetascs at the apex.

Pereon: Pereonites smooth, covered with short setae.

Telson and uropods as in other species of the genus.

Male sexual characters: Pereopod VII with enlarged carpus, possessing a marginal ridge at its dorsal side, and ischium ventrally concave (fig. 2). Sometimes the ridge is not discernible, especially in small individuals. Pleopod-exopodite I (fig. 3) with a tooth-like projection at its external side that is more conspicuous in larger males. Pleopod-endopodite I as in fig. 4. The thin elongated apex (figured with dotted lines) is broken in most males. Pleopod II as in figs. 5–6.

Derivatio nominis: The species is named after the well-known ancient Greek king Oedipus, whose name literally means „swollen leg".

Ecological data

The species lives at the banks of streams in the litter layer of hygrophilic plants. Sometimes it can be found also in the humid litter layer of maquis vegetation.

Remarks

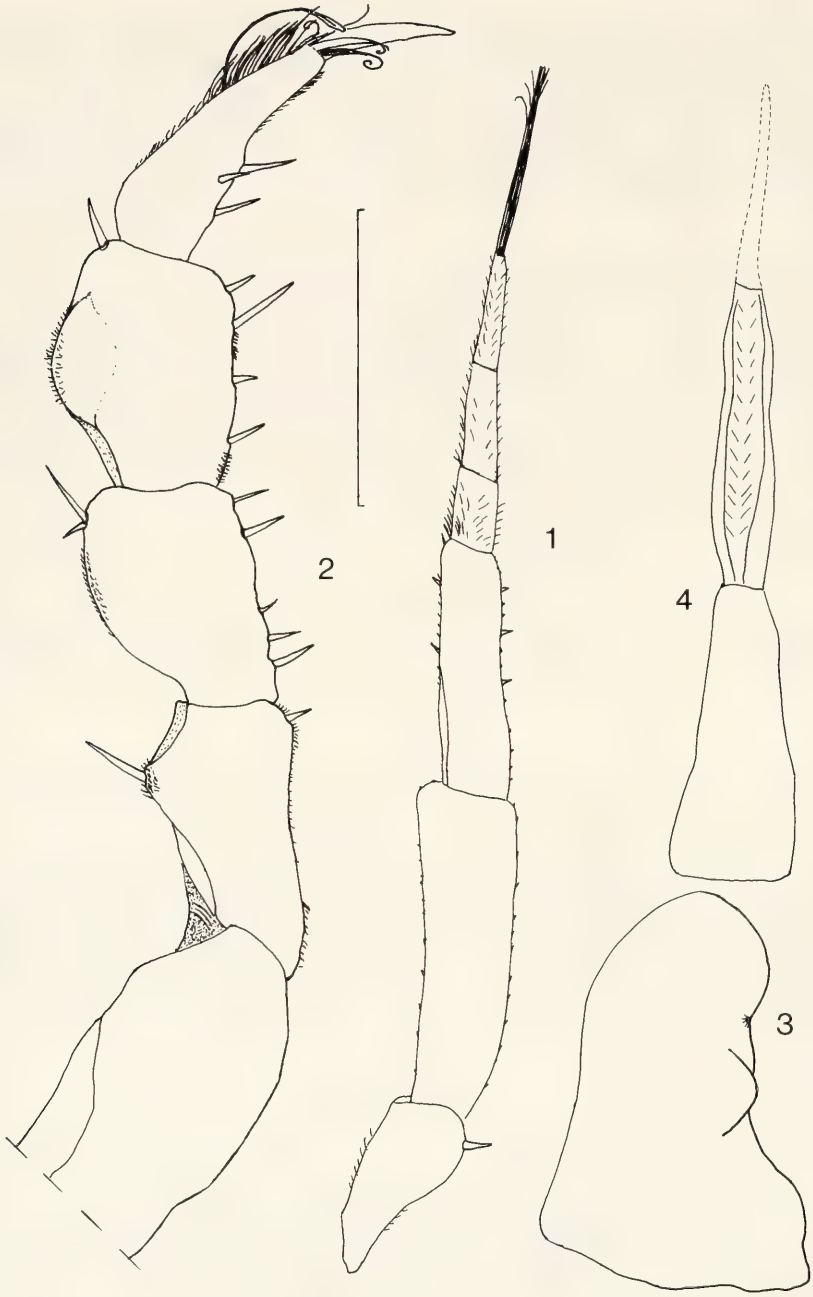
T. oedipus n. sp. is not related to any other known Greek species of the genus, as far as we can judge from its sexual characters. A similar male pereopod VII with dorsally enlarged carpus is also present in *T. pancici* Pljakic, 1977 from the former Yugoslavia. The two species are similar in general morphology but they differ in the structure of male pleopod-exopodite I. Unfortunately the taxonomy of *Trichoniscus* spp. is still problematic and it is not possible to evaluate such resemblances in a phylogenetic perspective. Individuals that have the above mentioned characters in a reduced state (due to smaller size or intraspecific variation) can be misidentified as *Trichoniscus pusillus* Brandt, 1833.

3. Trachelipodidae

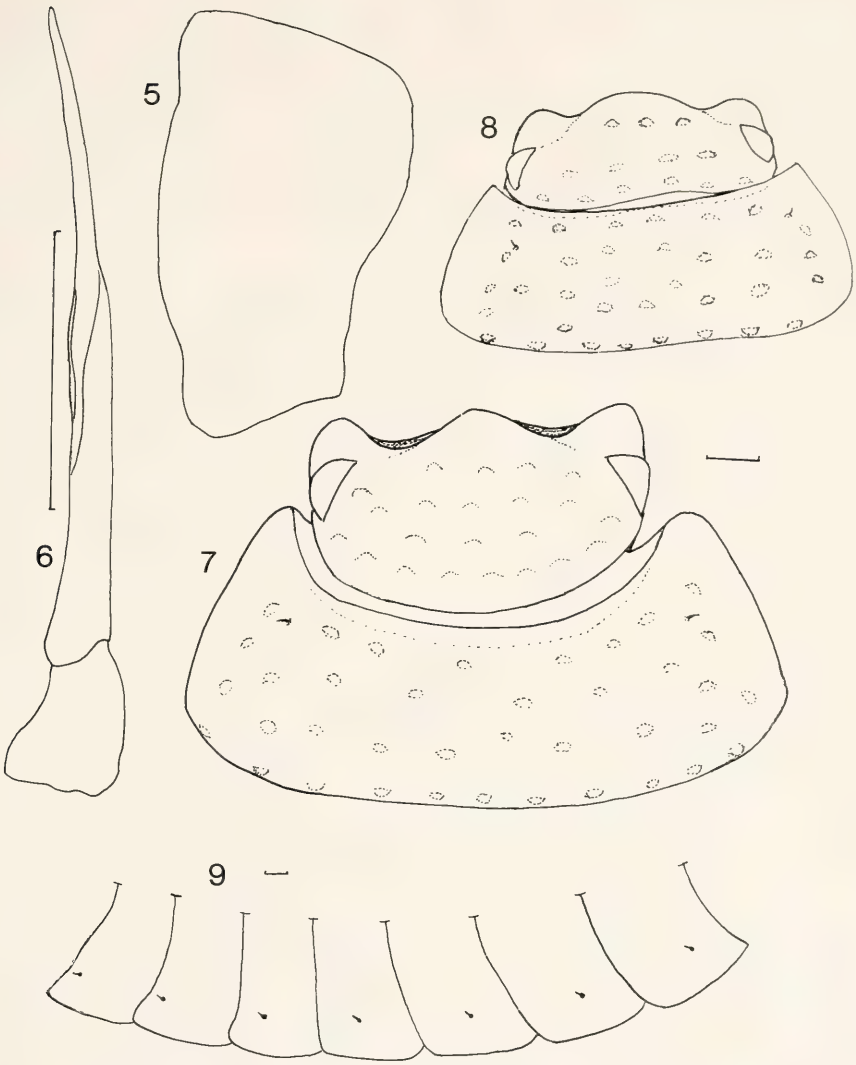
3.1. *Protracheoniscus kalymnius* n. sp.

Holotype: 1 ♂, 4 mm long, Kalymnos isl., Arginonta, 11. III. 1991.

Paratypes: 1 ♀ (with marsupium), same collecting data; – 4 ♀♀ (2 with marsupium), Kalymnos isl., Agia Aikaterini, 10. III. 1991; – 3 ♀♀ (2 with marsupium), Kalymnos isl., Vathy, 12. III. 1991; – 2 ♀♀ (1 with marsupium), Kalymnos isl., Pothia, 12. III. 1991; – 1 ♂, 1 ♀, Samos isl., Vathy, 24. XI. 1989; – 3 ♀♀, Samos isl., Mytilinioi, 25. XI. 1989; – 3 ♂♂, 2 ♀♀, Ikaria isl., Agios Kyrikos, 4. XII. 1990; – 1 ♂, Ikaria isl., Perdiki, 5. XII. 1990; – 4 ♂♂, 2 ♀♀, Ikaria isl., Xylosyrtis, 6. XII. 1990; – 2 ♀♀, Ikaria isl., Karavostamo, 7. XII. 1990; – 1 ♂, Ikaria isl., Evdilos, 7. XII. 1990; – 1 ♂, 1 ♀, Ikaria isl., Stavri, 8. XII. 1990; – 8 ♂♂, 2 ♀♀, Ikraia isl., Kosikia, 8. XII. 1990 (SMNS); – 1 ♂, 2 ♀♀, Ikaria isl., Kampos, 8. XII. 1990; – 1 ♂, 2 ♀♀, Ikaria isl., Lagada, 10. XII. 1990; – 1 ♂, Ikaria isl., Pezi, 10. XII. 1990; – 2 ♂♂, 4 ♀♀, Ikaria isl., Therma, 11. XII. 1990; – 23 ♀♀ (with marsupium), Patmos isl., Chora, 29. IV. 1992; – 5 ♀♀ (with marsupium), Patmos isl., Kouvari, 1. V. 1992; – 7 ♀♀



Figs. 1–4. *Trichoniscus oedipus* n. sp.; male (holotype) (scale: 0.1 mm). – 1. Antenna; – 2. Pereopod VII; – 3. Pleopod-exopodite I; – 4. Pleopod-endopodite I.



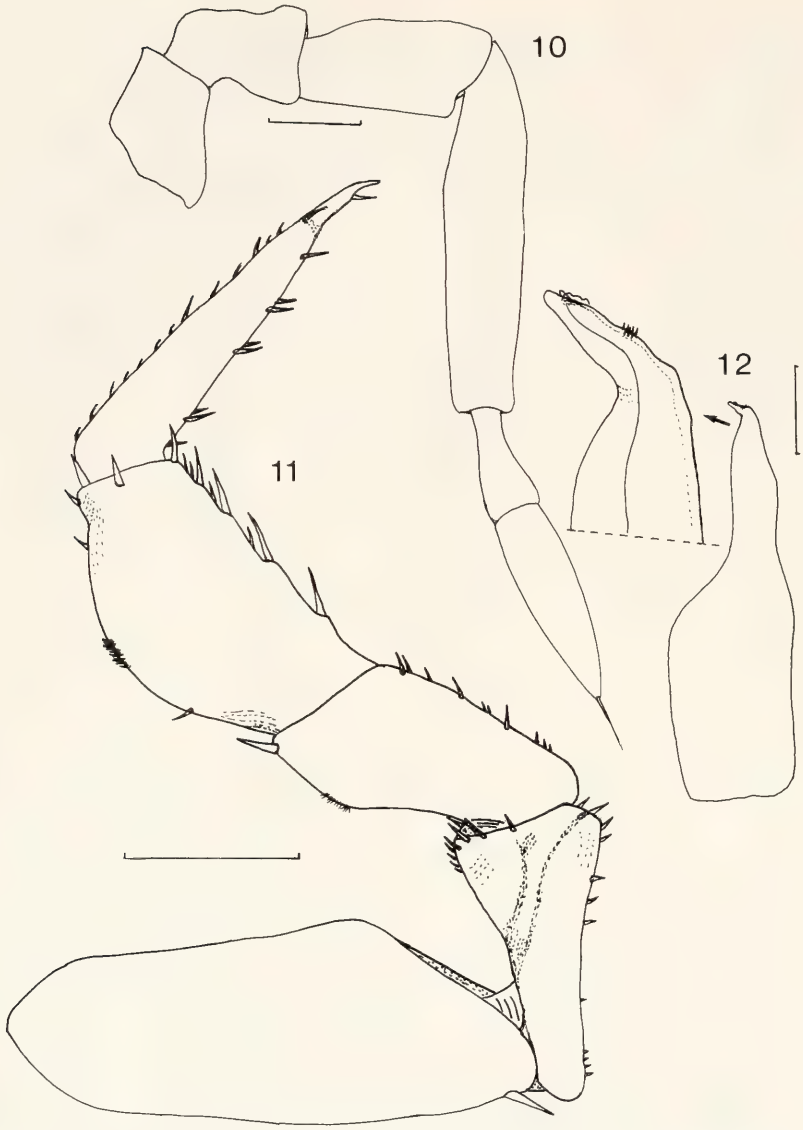
Figs. 5–6. *Trichoniscus oedipus* n. sp.; male (holotype) (scale: 0.1 mm). – 5. Pleopod-exopodite II; – 6. Pleopod-endopodite II.
Figs. 7–9. *Protracheoniscus kalymnius* n. sp. (scale: 0.1 mm). – 7. Cephalon of female; – 8. Cephalon of male; – 9. Position of noduli laterales.

(with marsupium), Leros isl., Xirokampos, 3. V. 1992; – 2 ♀♀ (with marsupium), Leros isl., Plefouti, 4. V. 1992; – 3 ♀♀ (with marsupium), Leros isl., Platanos, 5. V. 1992.

Description

Dimensions: Maximal length of males 4.5 mm, of females 7 mm.

Coloration: Pale yellow with brownish longitudinal lines that reach the telson, as in most species of *Orthometopon* Verhoeff, 1917.

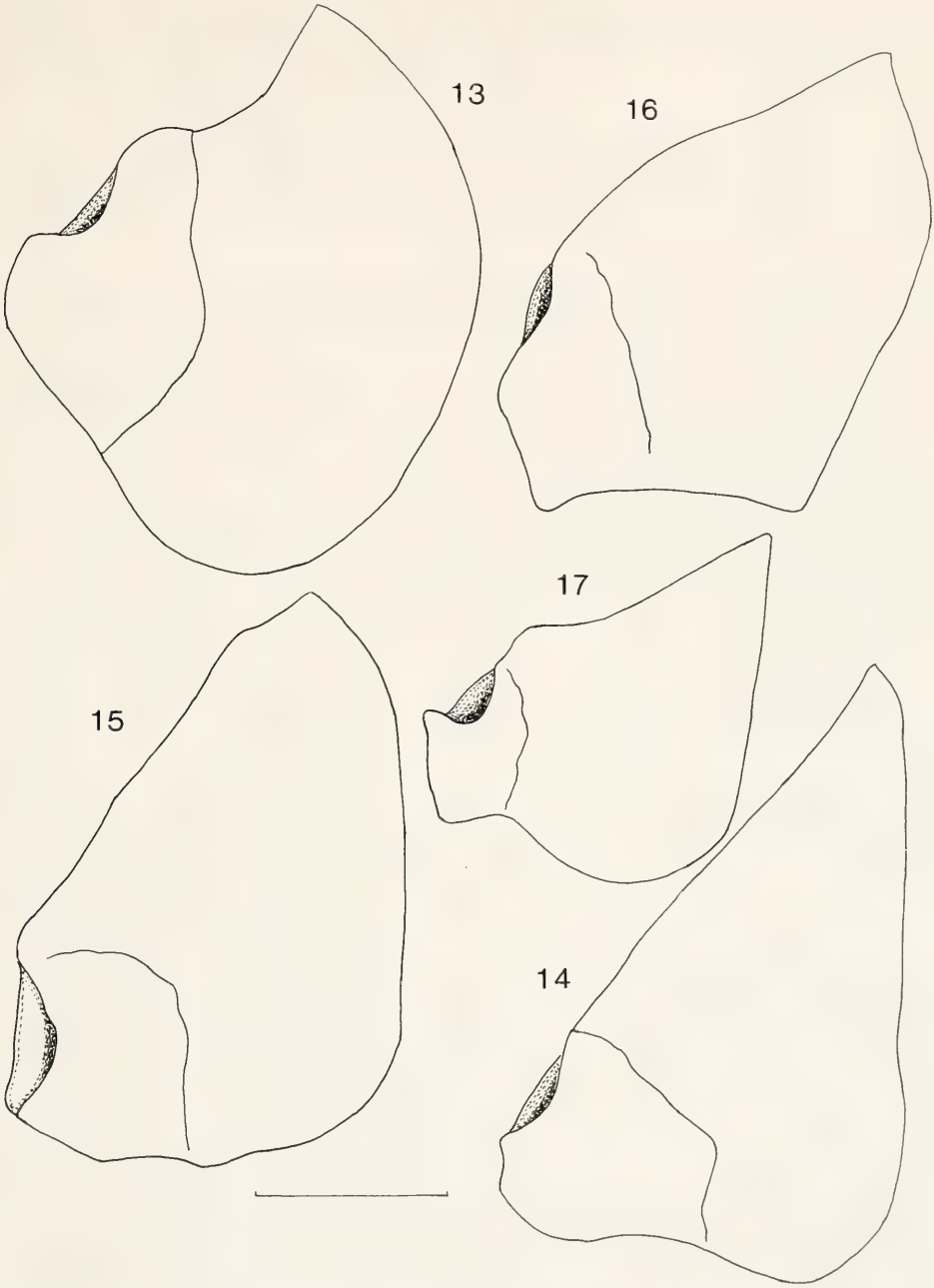


Figs. 10–12. *Protracheoniscus kalymnius* n. sp.; male (holotype) (scale: 0.1 mm). – 10. Antenna; – 11. Pereopod VII; – 12. Pleopod-endopodite I.

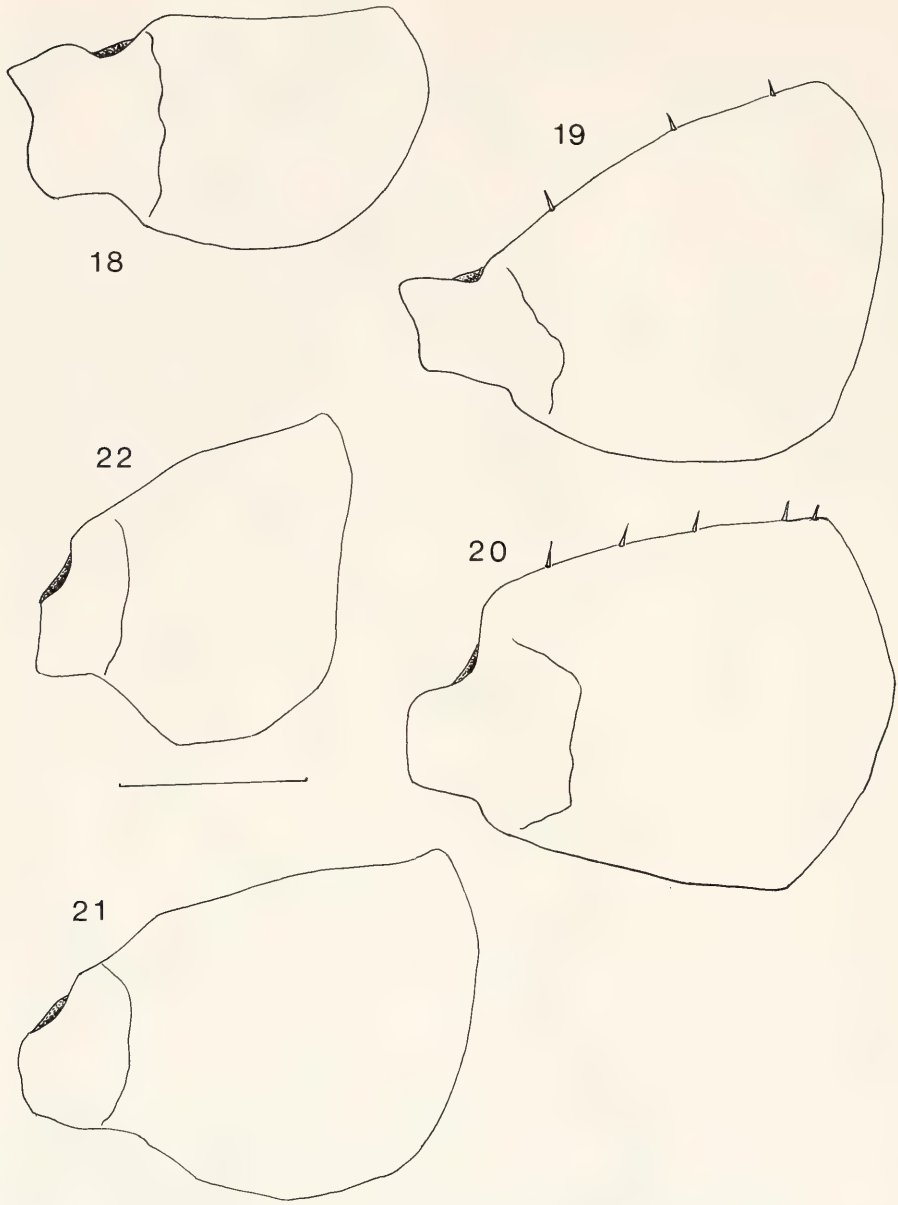
Cephalon: With *Orthometopon*-type, rounded, equally protruding frontal lobes (fig. 7). Median lobe wider and varying from completely rounded (mainly in males, fig. 8) to pointed (in larger females). Eyes consisting of ca. 11 ommatidia.

Antennae: Distal article of flagellum 1.5 times longer than proximal (fig. 10).

Pereon: Noduli laterales as in fig. 9. Epimeron I with convex, arched hind margin (fig. 7). Tergal surface slightly granulated. Granulation is more apparent in the specimens from Kalymnos, Patmos and Leros, while it is almost missing in those from Ikaria and Samos.



Figs. 13–17. *Protracheoniscus kalymnius* n. sp.; male (holotype). (scale: 0.1 mm). – Pleopod-exopodite I–V, respectively.



Figs. 18–22. *Protracheoniscus kalymnius* n. sp.; female. (scale: 0.1 mm). – Pleopod-exopodites I–V, respectively.

Pleon: All five pairs of pleopods with lungs.

Telson: Triangular, pointed, with concave sides that in some specimens may be partially hidden (in dorsal view) by pleonite V (fig. 23).

Male sexual characters: Ischium VII with slightly sinuated ventral margin. Carpus VII with dorsal ridge (fig. 11). This ridge is not present in the males from Ikaria and

Samos. Pleopod-exopodite I with triangular inner lobe (fig. 13). Pleopod-endopodite I as in fig. 12. Pleopod-exopodites II–V as in figs. 14–17.

Female pleopod-exopodites as in figs. 18–22.

Ecological data

I found this species mostly under stones in maquis vegetation and anthropogenous habitats but also at forested and humid sites.

Remarks

This new species has certain characters, such as cephalic lobes and tergal granulation, that do not conform to the generic definition of *Protracheoniscus* as given by Schmalfuss (1983). It seems to be closer to *Orthometopon* Verhoeff, 1917 as recently defined by Schmalfuss (1993). However I included it in *Protracheoniscus* (sensu lato) because of the presence of five pairs of lungs plus the form of male pleopod-exopodite I that is not of the *Orthometopon*-type. Certainly the definitions of these two genera do not prove them to be monophyletic taxa and are in need of rigorous revision (see also Schmalfuss 1986). I keep here the generic name *Protracheoniscus* despite the fact that it has been found to be a synonym of *Agnara* Budde-Lund, 1908 (Ferrara & Argano 1989). It is almost certain that the group of species included in „*Protracheoniscus*" is paraphyletic and it remains unclear which part corresponds to the *Agnara* group. Therefore „*Protracheoniscus*" is used as a name for a species group wider than *Agnara* until their taxonomy becomes disentangled.

There is a certain variation in several characters of the species which is partly geographic (see description). But this could be also attributed to different developmental stages, since the material of Ikaria and Samos has been collected in November-December (no ovigerous females) while that of all other islands, during spring (most females with marsupium). Since all populations are composed of similar sized individuals it is very probable that the specimens from Ikaria and Samos are at a different stage of the reproductive cycle (immature?).

P. kalymnius n. sp. does not belong to the group of the other *Protracheoniscus* or *Orthometopon* species reported from Greece (Schmalfuss 1983, 1993). From the species of the former genus (*P. babori* Frankenberger, 1938 and *P. kühnelti* nomen provisorium) it differs in the cephalic structure (without lobes in the two other *Protracheoniscus* species) and in the granulated tergites, as already mentioned. From the species of the latter genus [*O. phaleronense* (Verhoeff, 1901), *O. dalmatinum* (Verhoeff, 1901), *O. ferrarai* (Schmalfuss, 1983), *O. kerkinianum* Schmalfuss, 1993, *O. scheuerni* Schmalfuss, 1993, *O. turcicum* Verhoeff, 1941 and *O. hydrense* Schmalfuss, 1993] it differs in the general structure of male pleopod-exopodites which have a truncated or rounded caudal part and a notched external margin of tracheal-field in all *Orthometopon* sensu stricto species. The pleopodal morphology of *P. kalymnius* is closer to that of the *P. asiaticus* Uljanin, 1875 group (sensu Radu 1985).

4. Armadillidiidae

4.1. *Schizidium tinum* n. sp.

Holotype: 1 ♂, 6.5 mm long, Tinos isl., Faneromeni, 18. XI. 1991.

Paratypes: 1 ♂, 7 ♀♀, same collecting data; – 1 ♂, 1 ♀, Tinos isl., Exompourgo, 18. XI. 1991 (SMNS); – 6 ♀♀, Tinos isl., Panormos, 20. XI. 1991; – 1 ♀, Tinos isl., Marlas, 20. XI. 1991.

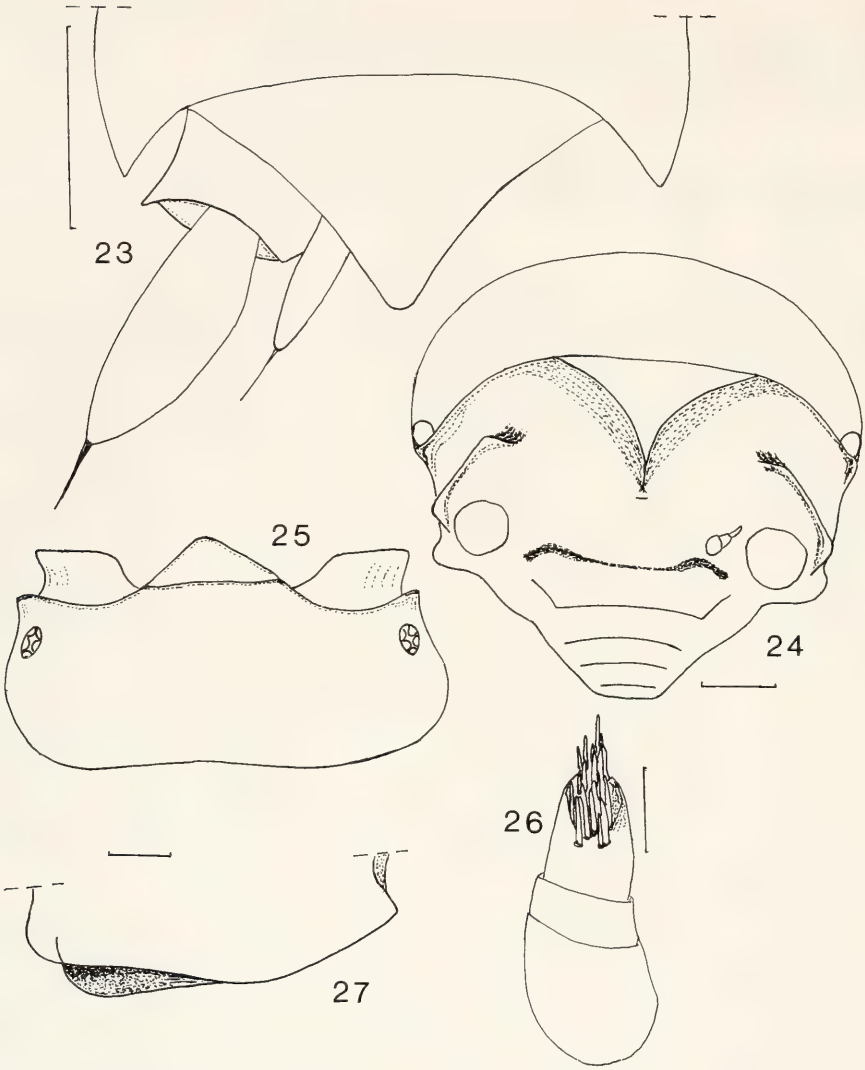


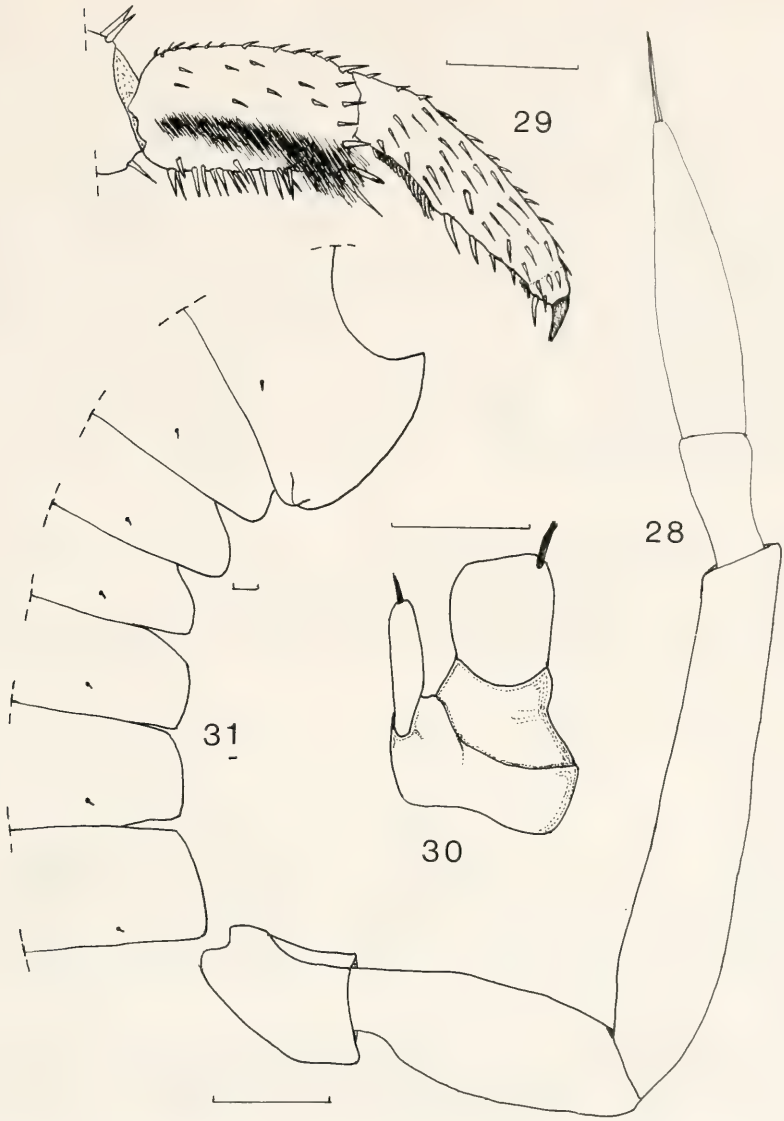
Fig. 23. *Protracheoniscus kalymnius* n. sp., female (scale: 0.1 mm); telson from dorsal.
Figs. 24–27. *Schizidium tinum* n. sp.; female. – 24. Cephalon, frontal view (scale: 0.1 mm); – 25. Cephalon, dorsal view; – 26. Antennula (scale: 0.01 mm); – 27. First epimeron with schisma (scale: 0.1 mm).

Description

Dimensions: Maximal length of males 6.5 mm, of females 8 mm.

Coloration: Reduced light brown coloration that is visible only in magnification and mostly on larger individuals. Live animals look almost white.

Cephalon: Eyes with 5–6 ommatidia. Single frontal ridge. Frontal triangle well developed with continuous posterior margin (figs. 24, 25). Antennal lobes large and oblique.

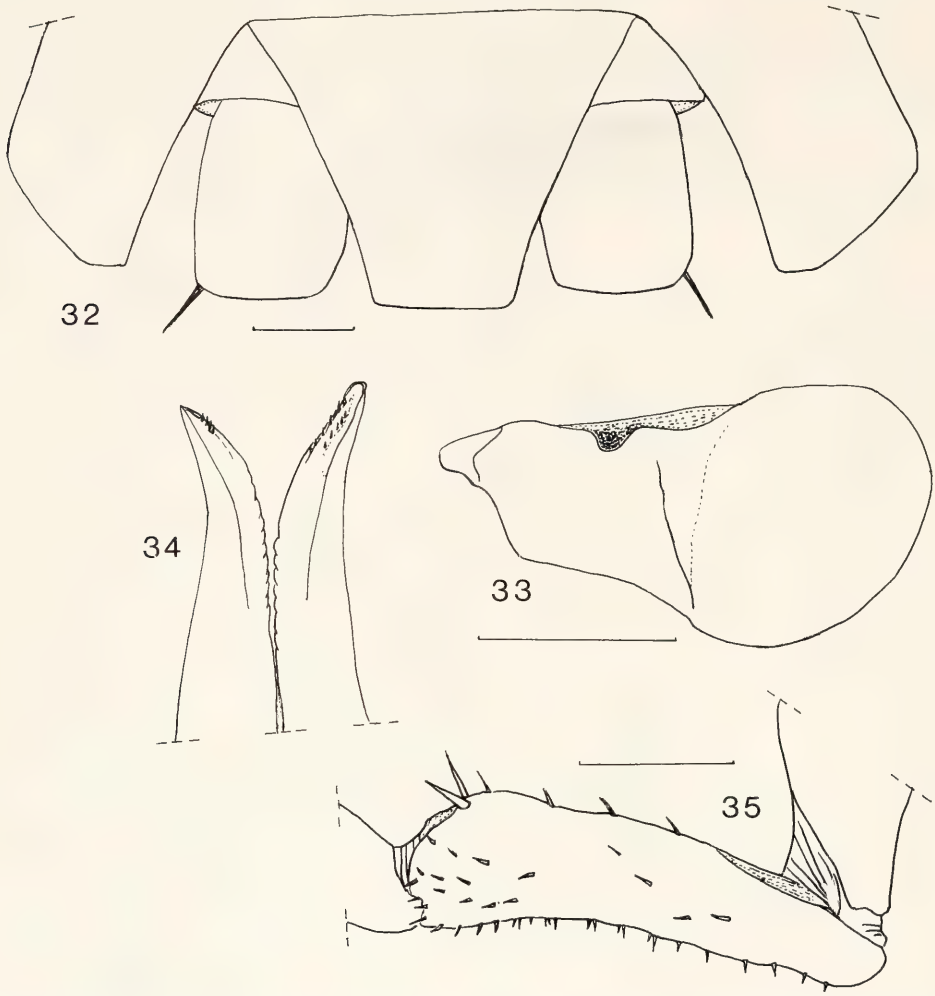


Figs. 28–31. *Schizidium tinum* n. sp.; female (scales: 0.1 mm). – 28. Antenna; – 29. Carpus of pereopod I, ventral view; – 30. Uropod, ventral view; – 31. Position of noduli laterales.

Antenna: Distal flagellar article 2.5 times longer than proximal (fig. 28).

Antennula: Three-jointed (fig. 26).

Pereon: Caudal schisma in pereon-epimeron I well developed, with outer lobe longer than inner lobe (fig. 27). Noduli laterales as in fig. 31. Tergites covered with setae of intermediate length. Carpus I possesses a conspicuous antennae-cleaning brush at the internal side, in both sexes (fig. 29). Ventral margin of carpus I, II and III in both sexes has denser setation than that of the posterior pereopods.



Figs. 32–35. *Schizidium tinum* n. sp.; male (holotype) (scale: 0.1 mm). – 32. Telson and uropods (dorsal view); – 33. Pleopod-exopodite I; – 34. Apex of pleopod-endopodite I; – 35. Ischium of pereopod VII, ventral view.

Telson: Truncated, longer than wide (fig. 32). Uropod-exopodite longer than wide (fig. 30).

Male sexual characters. Pleopod exo- and endopodite I as in figs. 33–34. Pleopod-exopodite II as in fig. 36. Ischium VII not sexually dimorphic (fig. 35).

Female pleopod-exopodites I and II as in figs. 37–38.

Ecological data

This species lives on the banks of small streams, inside the litter-layer of *Nerium oleander* and other hydrophilic plants or under stones buried in the wet humus of the banks.

Remarks

The reduction of coloration and ommatidia in this remarkable species is related to its habitat that can be considered as intermediate between epigean and endogean. This view is reinforced by the finding of a purely endogean form of the same (or some closely related) species which is totally blind and unpigmented, on the small islet of Velopoula (see below). This late form is very similar to the known species of *Alloschizidium* (Verhoeff, 1917) from which it differs only in the single frontal ridge, a character of ambiguous taxonomic value. In addition, after the examination of the new material it becomes obvious that there is no character justifying the generic distinction of *Schizidium* and *Paraschizidium* Verhoeff, 1917 except for the length of telson and uropods (longer than wide in „*Schizidium*"). All other „generic" characters are present in various combinations in the continuum from epigean to endogean schisma-bearing species. However, because the taxonomy of Schizidiinae needs a sound revision, that is not possible in the context of this paper, I keep the current nomenclature.

Even though it is probably true that the schisma-bearing genera, as they are currently defined, are no monophyletic taxa (Schmalfuss 1988), it seems that the Aegean species *S. oertzeni* (Budde-Lund, 1896), *S. hybridum* (Budde-Lund, 1896), *S. schmalfussi* Sfenthourakis, 1992, *S. tinum* n. sp. and the form from Velopoula constitute a distinct group that is characterised by the truncated telson and the schisma with a longer outer lobe.

4.2. *Schizidium* sp.

Material examined: 2 ♀♀, Velopoula isl., 20. I. 1993.

Description

All somatic characters are identical to those of *S. tinum* n.sp. described above except for the absence of coloration and ommatidia that is related to the endogean habits of this form. Unfortunately only females were found and therefore it is not possible to decide whether it is a new species or a variant of *S. tinum*.

Ecological data

I found the specimens under stones deeply buried in the ground in a maquis-phrygana biotope that is characteristic of small Aegean islets.

Paraschizidium Verhoeff, 1917

In the Greek fauna only two species of this genus were known until now: *P. graecum* Schmalfuss, 1981 from the Northern Sporades and *P. atticum* Sfenthourakis, 1992 from Attiki. Both species have a well-formed frontal triangle with continuous posterior margin, large and oblique antennal lobes and a trapezoidal, wide telson. These characters are also present in all the new specimens of the genus that I collected on the islands of central Aegean. The construction of the cephalon, particularly, is very similar in all Greek species (fig. 39) and may differ only in the number of ommatidia and the articles of antennula. The telson is slightly more variable, being narrower in some species, but is always trapezoidal (figs. 42–43). The uropods are identical, being quadrangular with rounded angles (fig. 41). The antennal flagellum

always has its distal article 2.5–3.0 times longer than the proximal one (fig. 40). Finally, the schisma at the posterior margin of the first epimeron always has a larger outer lobe (fig. 46).

On the other hand, the number of the antennula's articles varies between two (fig. 45) and three (fig. 44), the ommatidia may be absent or reach the number of seven, and coloration varies from absent to brown with yellowish patches. As it has been previously stated (SCHMALFUSS 1981, SFENTHOURAKIS 1992), these characters are not useful for generic diagnoses in this group („Schizidiinae"), but it seems that at least the number of ommatidia is also useless at the species level as it varies among individuals of the same population.

Even though I found *Paraschizidium* material on many islands, I consider valid species only those whose sexual characters were available for investigation and found to be distinct. The institution of new species is based mainly on their genitalia autapomorphies which seems to be the only dependable diagnostic character for *Paraschizidium* species.

4.3. *Paraschizidium aegaeum* **n. sp.**

Holotype: 1 ♂, 2 mm long, Amorgos isl., Agia Anna, 29. III. 1992.

Paratypes: 2 ♂♂, 2 ♀♀, Tinos isl., Exompourgo, 18. XI. 1991 (SMNS); – 2 ♀♀ (with marsupium), Mykonos isl., Ftelia, 27. III. 1989; – 1 ♂, 1 ♀, Christiani isl., 19. III. 1993; – 1 ♀, Antimilos isl., 22. I. 1993.

Description

Dimensions: Maximal length of males 2 mm, of females 3 mm.
Coloration: Moderately pigmented in a pale brownish patchy pattern.
Cephalon: As in fig. 39. Ommatidia from 7 (holotype) to 4.
Antennula: 2-jointed.
Antenna, schisma, uropods, as in figs. 40–41, 46 respectively.
Telson: Trapezoidal, of the wide form (fig. 42).
Male sexual characters. Pleopod exo- and endopodite I as in figs. 47–48.

Ecological data

Endogean. I found it under deeply-buried stones at humid sites near streams or in phrygana vegetation.

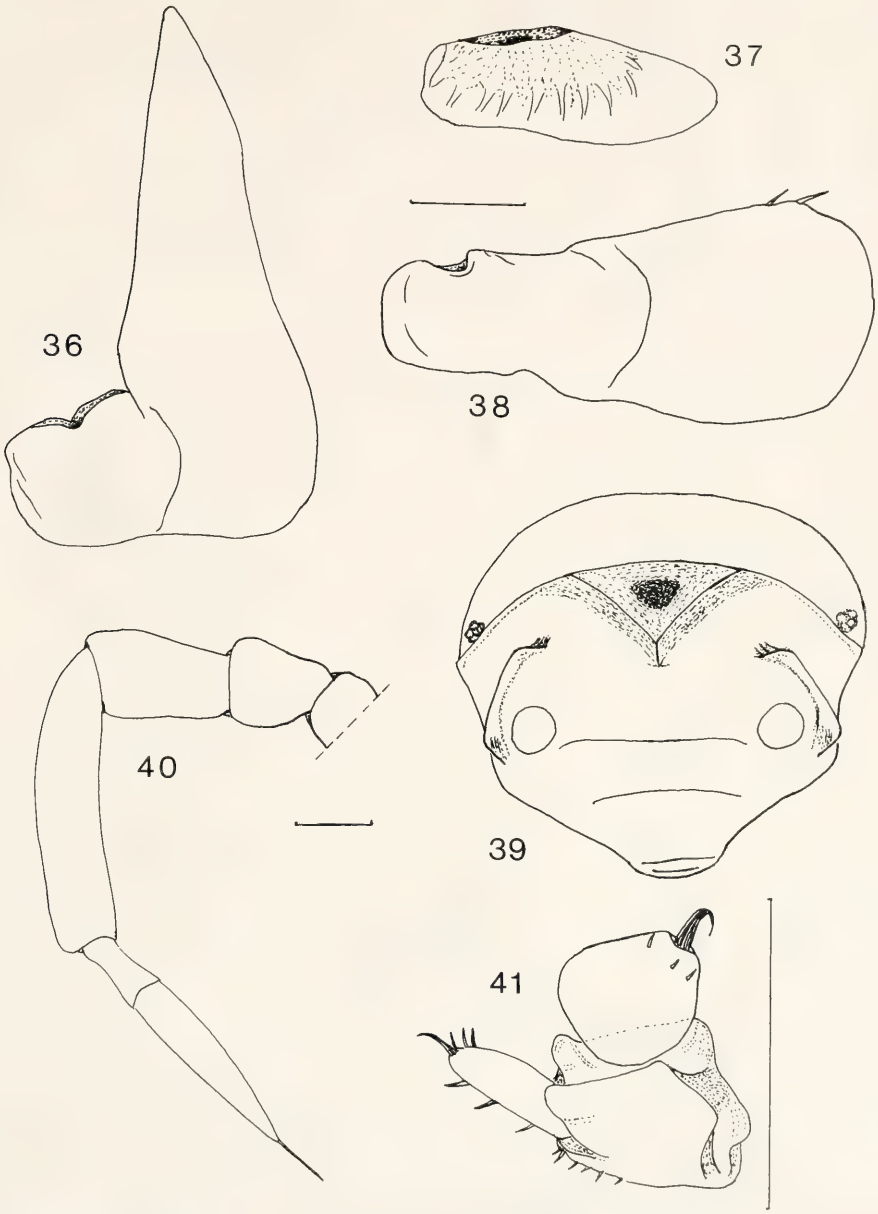
4.4. *Paraschizidium album* **n. sp.**

Holotype: 1 ♂, 2 mm long, Amorgos isl., Profitis Ilias, 29. III. 1993.

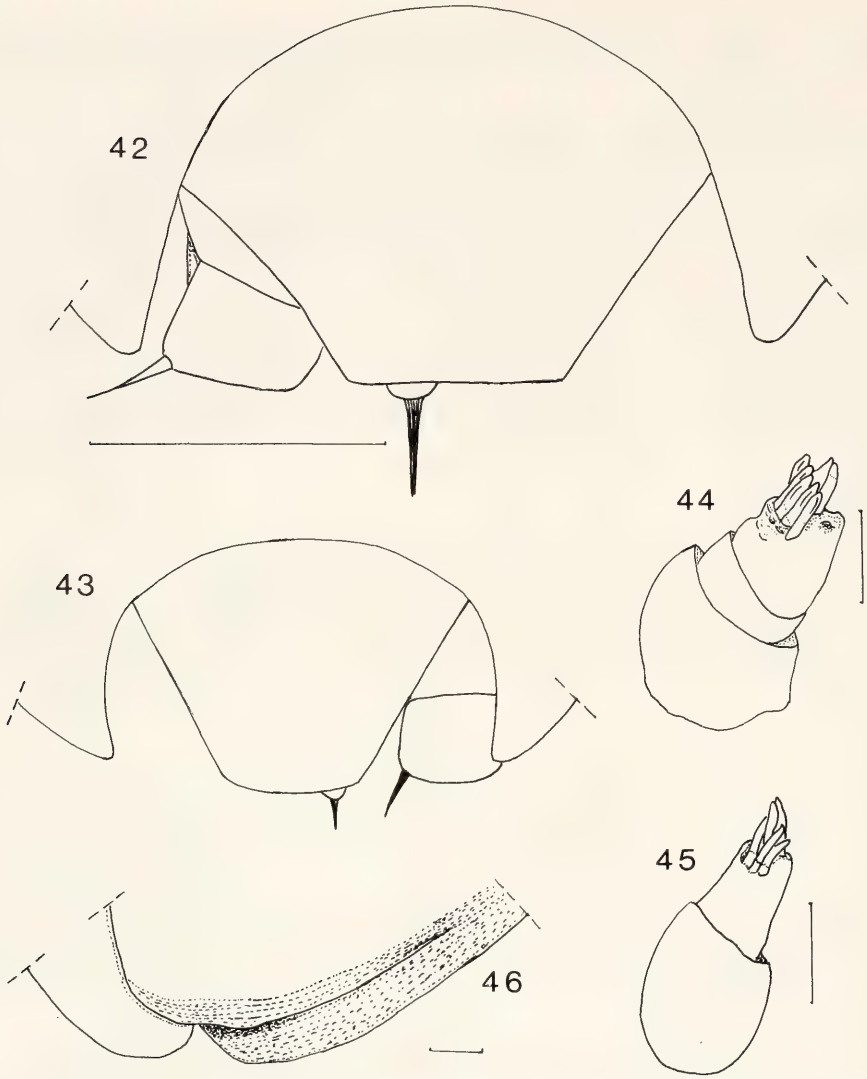
Paratypes: 1 ♀, Amorgos isl., Kamari, 26. III. 1993; – 1 ♀, Amorgos isl., Roudas, 30. III. 1993 (SMNS); – 1 ♂, Ikaria isl., Nas, 9. XII. 1990 (SMNS); – 1 ♂, Naxos isl., Melanes, 30. I. 1991; – 2 ♂♂, Ananes isl., 14. III. 1992.

Description

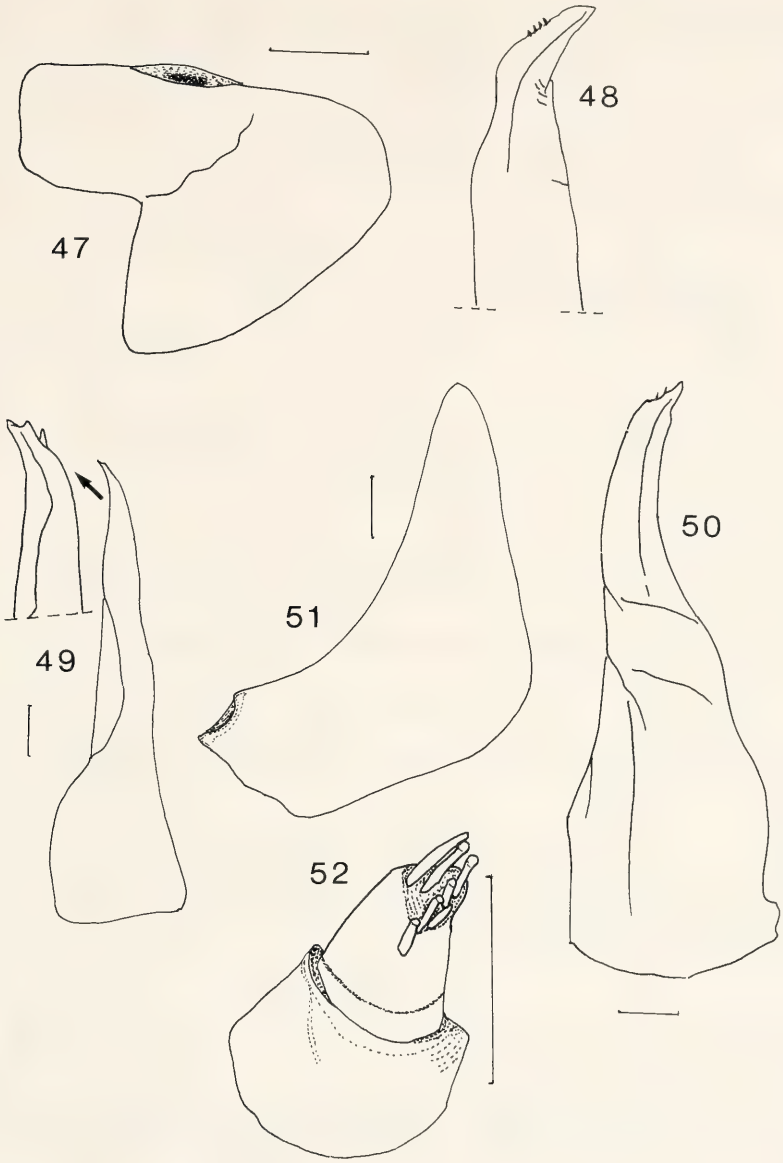
Dimensions: Maximal length of males 2 mm, of females 3 mm.
Coloration: White, unpigmented.
Cephalon: As in all the other Aegean species. 3 ommatidia.
Antennula: 2-jointed.



Figs. 36–38. *Schizidium tinum* n. sp. (scale: 0.1 mm). – 36. Male pleopod-exopodite II (holotype); – 37. Female pleopod-exopodite I; – 38. Female pleopod-exopodite II.
Figs. 39–41. *Paraschizidium aegaeum* n. sp. (scales: 0.1 mm). – 39. Cephalon; – 40. Antenna; – 41. Uropod. (The morphology of these body-parts is the same in all Aegean species of the genus.)



Figs. 42–46. The form(s) of antennula, telson and schisma present in all Aegean *Parsaschizidium* spp. –
42, 44. *Paraschizidium aegaeum* n. sp. – 42. Telson (wide form) (scale: 0.1 mm); – 44. Three-jointed antennula (scale: 0.01 mm); –
43, 45–46. *Paraschizidium album* n. sp. – 43. Telson (narrow form) (scale: 0.1 mm); – 45. Two-jointed antennula (scale: 0.01 mm); – 46. Schisma (scale: 0.01 mm).



Figs. 47–48. *Paraschizidium aegaeum* n. sp.; male (holotype) (scale: 0.02 mm). – 47. Pleopod-exopodite I; – 48. Apex of pleopod-endopodite I.

Fig. 49. *Paraschizidium album* n. sp., male (holotype) (scale: 0.02 mm); pleopod-endopodite I (apex enlarged).

Figs. 50–51. *Paraschizidium falkonerae* n. sp.; male (holotype) (scale: 0.02 mm). – 50. Pleopod-endopodite I; – 51. Pleopod-exopodite II.

Fig. 52. *Paraschizidium levithae* n. sp., female (scale: 0.02 mm); antennula.

Antenna, pereon, uropods, as in the other Aegean species.
Telson: Trapezoidal, of the narrow form (fig. 43).
Male sexual characters: Pleopod-endopodite I as in fig. 49.

Ecological data

As in the latter species.

4.5. *Paraschizidium falkonerae* **n. sp.**

Holotype: 1 ♂, 2.5 mm long, Falkonera isl., 21. I. 1993.
Paratypes: 1 ♂, 1 ♀, same collecting data (SMNS); – 4 ♀♀ same collecting data.

Description

Dimensions: Maximal length of males 2.5 mm, of females 3 mm.
Coloration: Well-pigmented, brown with yellowish patches.
Cephalon: As in the preceding species. 5–7 ommatidia.
Antennula: 3-jointed.
Antenna, pereon, uropods, as in the preceding species.
Telson: Trapezoidal, of the wide form. The length of the telson varies among individuals.
Male sexual characters: Pleopod-endopodite I and exopodite II as in figs. 50–51.

Ecological data

Endogean. I found all specimens under stones in phrygana vegetation.

4.6. *Paraschizidium levithae* **n. sp.**

Holotype: 1 ♂, 2 mm long, Levitha isl., 18. I. 1990.
Paratypes: 1 ♀, same collecting data (SMNS); – 2 ♀♀, same collecting data; – 1 ♂, Kos isl., Kastro, 18. III. 1991 (SMNS).

Description

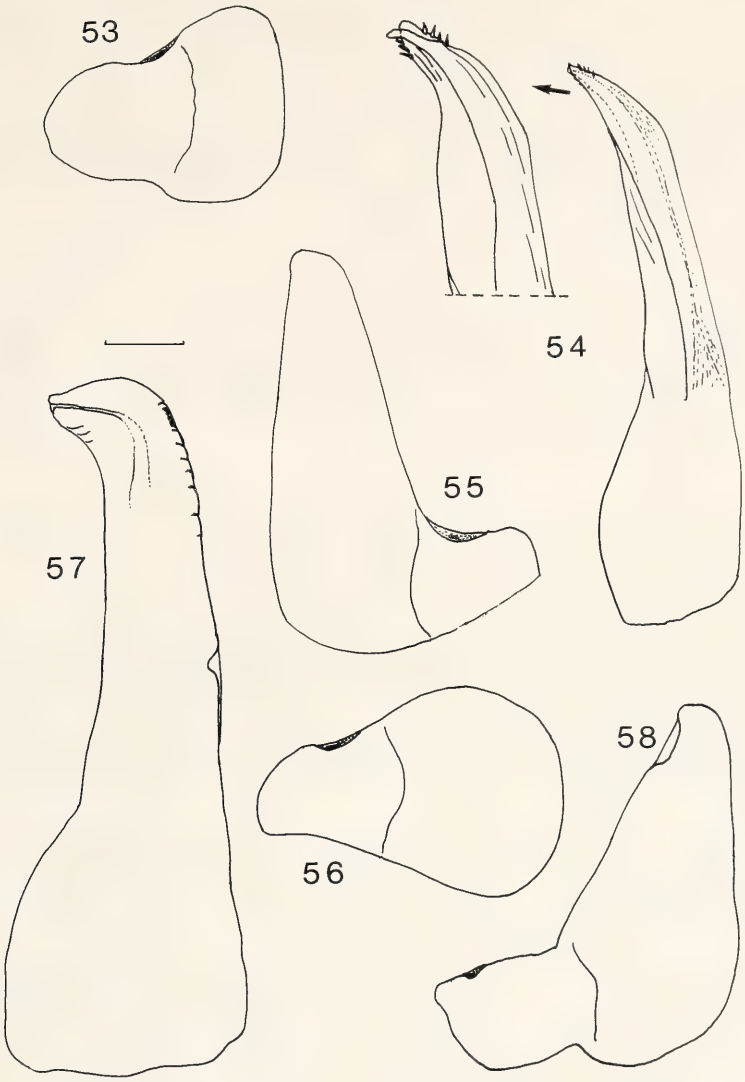
Dimensions: Maximal length 2 mm.
Coloration: White, unpigmented.
Cephalon: As in the preceding species. Blind.
Antennula: 2-jointed, but with a narrow groove at the lower part of second joint (fig. 52) that could be the residual of a 3-jointed state.
Antenna, pereon, uropods, as in the preceding species.
Telson: Trapezoidal, of the narrow form.
Male sexual characters: Pleopod I and pleopod-exopodite II as in figs. 53–55.

Ecological data

Endogean. I found all specimens under stones at humid sites in maquis vegetation.

4.7. *Paraschizidium polyvotisi* **n. sp.**

Holotype: 1 ♂, 2.5 mm long, Nisyros isl., Emporio, 16. II. 1991.
Paratypes: 1 ♀, Kandelioussa isl., 29. I. 1993 (SMNS); – 2 ♀♀, same collecting data.



Figs. 53–55. *Paraschizidium levithae* n. sp.; male (holotype) (scale: 0.02 mm). – 53. Pleopod-exopodite I; – 54. Pleopod-endopodite I (apex enlarged); – 55. Pleopod-exopodite II.
Figs. 56–58. *Paraschizidium polyvotisi* n. sp.; male (holotype) (same scale). – 56. Pleopod-exopodite I; – 57. Pleopod-endopodite I; – 58. Pleopod-exopodite II.

Description

Dimensions: Maximal length 3 mm.

Coloration: Brownish with yellow patches. The coloration is intermediate between *P. falkonerae* n. sp. and *P. aegaeum* n. sp.

Cephalon: As in the other Aegean species. 5–6 ommatidia.

Antennula: 2-jointed.

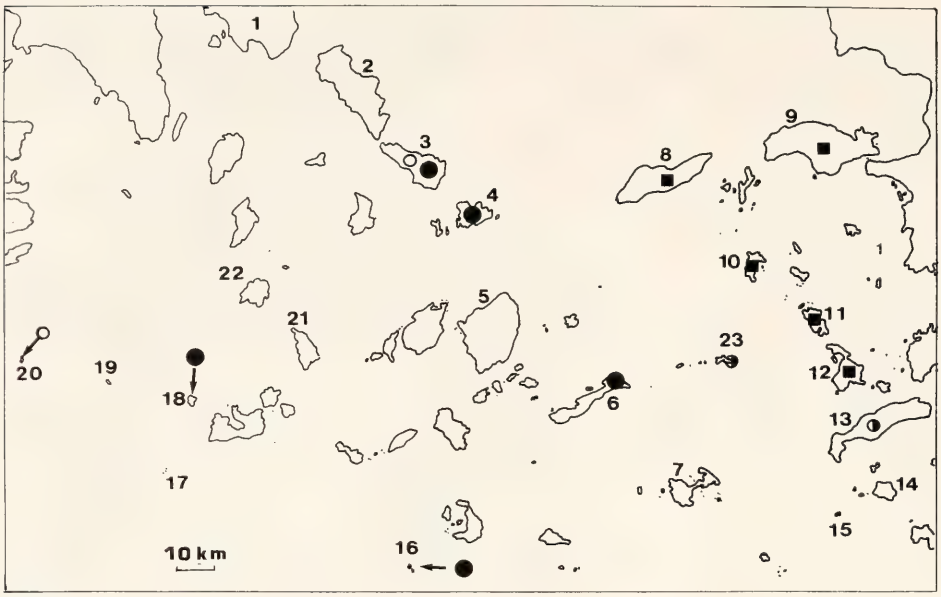


Fig. 59. Map of study area showing the islands referred to in the text (numbered) and the distribution of the species *Protracheoniscus kalymnius* (■), *Schizidium tinum* (○) *Paraschizidium aegaeum* (●) and *P. levithae* (◑). – *1.* Evvoia, – *2.* Andros, – *3.* Tinos, – *4.* Mykonos, – *5.* Naxos, – *6.* Amorgos, – *7.* Astypalea, – *8.* Ikaria, – *9.* Samos, – *10.* Patmos, – *11.* Leros, – *12.* Kalymnos, – *13.* Kos, – *14.* Nisyros, – *15.* Kandelioussa, – *16.* Christiani, – *17.* Ananes, – *18.* Antimilos, – *19.* Falkonera, – *20.* Velopoula, – *21.* Sifnos, – *22.* Serifos, – *23.* Levitha.

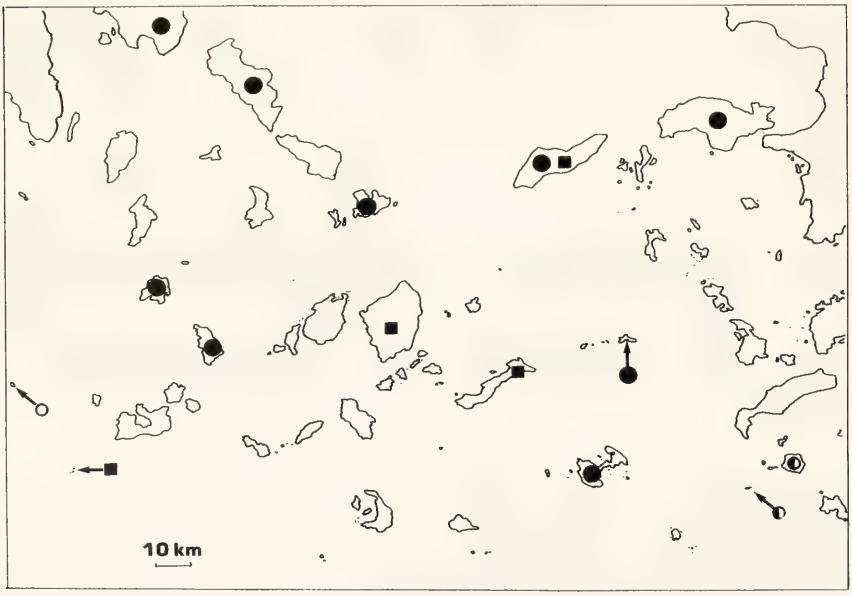


Fig. 60. The distribution of *Trichoniscus oedipus* (●), *Paraschizidium album* (■), *P. falkonerae* (○) and *P. polyvotisi* (◐).

Antenna, pereon, uropods as in the preceding species.
Telson: Trapezoidal, of the wide form.
Male sexual characters: Pleopod I and pleopod-exopodite II as in figs. 56–68.

Derivatio nominis: The name comes from the giant Polyvotis that, according to ancient Greek mythology, was buried by Poseidon underneath Nisyros and whose groans are causing the volcanic bursts on this island.

Ecological data

Endogean but on Nisyros also living in the humid litter-layer of oak trees.

5. Acknowledgments

I wish to thank Dr. H. Schmalfuss (Stuttgart) and Dr. F. Ferrara (Florence) for their remarks on a previous draft of this paper and for their helpful comments on several taxonomical problems.

6. Literature

Ferrara, F. & Argano, R. (1989): Terrestrial isopods from Sri Lanka, V: Trachelipidae and Porcellionidae (Crustacea). – Revue suisse Zool., **96**(1): 219–229; Genève.

Radu, F. G. (1985): Crustacea, Isopoda, Oniscoidea, Crinochaeta. – Fauna Republicii Socialiste Romania (Crustacea), **4**(14): 1–158; Bucuresti.

Schmalfuss, H. (1979): Revidierte Check-list der Landisopoden (Oniscoidea) Griechenlands. – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) **331**: 1–42; Stuttgart.

– (1981): Die Landisopoden der Nördlichen Sporaden (Ägäis). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A), **343**: 1–24; Stuttgart.

– (1983): Die Landisopoden (Oniscoidea) Griechenlands. 4. Beitrag: Gattung *Protracheoniscus*, Teil 1 (Trachelipidae). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A), **367**: 1–9; Stuttgart.

– (1986): Landasseln aus Nord-Iran (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). – Senckenberg. biol., **66**(4/6): 377–397; Frankfurt.

– (1988): The terrestrial isopod genus *Schizidium* in western Asia (Oniscidea: Armadillidiidae). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A), **423**: 1–22; Stuttgart.

– (1993): Die Land-Isopoden (Oniscidea) Griechenlands. 13. Beitrag: Gattung *Orthometopon* („Trachelipidae"). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A), **498**: 1–44; Stuttgart.

Schmalfuss, H. & Sfenthourakis, S. (1995): The terrestrial isopods of Greece. 15th contribution: Genera *Echinarmadillidium* and *Paxodillidium* (Armadillidiidae). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A), **518**: 1–21; Stuttgart.

Sfenthourakis, S. (1992): New species of terrestrial isopods (Isopoda, Oniscidea) from Greece. – Crustaceana, **63**: 199–209; Leiden.

Strouhal, H. (1937): Isopoda terrestria Aegaei. 10. Beitrag zur Landisopodenfauna des Balkans. – Acta Inst. Mus. zool. Athen., **1**: 193–262, Athens.

Author's address:

Dr. Spyros Sfenthourakis, University of Athens, Faculty of Sciences, Department of Biology, Section of Ecology and Taxonomy, Panepistimioupolis, Ilissia, GR-15771 Athens, Greece.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

H
932
H

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 520	26 S.	Stuttgart, 1. 6. 1995

Die Fauna der Ägäis-Insel Santorin. Teil 9*) Heteroptera

The Fauna of the Aegaean Island of Santorini. Part 9 Heteroptera

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Von Christian Rieger, Nürtingen

Mit 7 Abbildungen und 2 Tabellen

Summary

1.) 128 species of Heteroptera are recorded from the Santorini archipelago. – 2.) The percentage of ground living species is higher on Santorini than on continental Greece, a phenomenon which probably can be generalized for small islands compared with the neighbouring mainland (Fig. 5). – 3.) The specimens of *Loxocnemis dentator* F., *Rhopalus distinctus* Sign. and *Aellopus atratus* Gz. are conspicuously smaller, than specimens from the mainland (Figs. 3–4, 6). – 4.) Many specimens of *Aellopus atratus* have reduced wings (Fig. 7). One male of *Holotrichius tenebrosus* Burm. was found in the forma mikroptera which is otherwise known only from females (Fig. 2). – 5.) The recolonization of the Santorini archipelago after the volcanic catastrophe 3600 years ago is discussed.

Zusammenfassung

1. Im Santorin-Archipel wurden 128 Wanzenarten festgestellt. – 2. Die Zahl der eher bodengebunden lebenden Arten ist auf Santorin prozentual gesehen höher als in Gesamtgriechenland; eine Erscheinung, die vermutlich für kleinere Inseln in Relation zum Festland allgemein gilt (Abb. 5). – 3. Die auf Santorin aufgefundenen Exemplare der Arten *Loxocnemis dentator* F., *Rhopalus distinctus* Sign. und *Aellopus atratus* Gz. sind auffallend kleiner als festländische Exemplare (Abb. 3–4, 6). – 4. Exemplare des *Aellopus atratus* Gz. treten häufig in einer Form mit reduzierter Flügellänge auf (Abb. 7). Von *Holotrichius tenebrosus* Burm. wird ein Männchen der sonst nur im weiblichen Geschlecht auftretenden forma mikroptera gefunden (Abb. 2). – 5. Die Überlebenschancen auf der Insel und deren Wiederbesiedlung nach der Santorin-Katastrophe vor 3600 Jahren werden diskutiert.

*) Teil 8: Liberti, G. (1988): Dasytidae (Coleoptera). – Giornale ital. Ent. 4: 11–15; Milano.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Liste der Arten 3
Veliidae 3
Leptopodidae 4
Tingidae 4
Miridae 4
Nabidae 8
Anthocoridae 8
Cimicidae 8
Reduviidae 9
Berytidae 10
Lygaeidae 10
Pyrrhocoridae 15
Stenocephalidae 15
Coreidae 15
Rhopalidae 17
Cydnidae 17
Scutelleridae 19
Pentatomidae 20
3. Ergebnisse 21
3.1. Artenzahl und Charakteristik 21
3.2. Herkunft der Arten 23
3.3. Anmerkungen zu einzelnen Arten 24
4. Danksagung 26
5. Literatur 26

1. Einleitung

Auf Initiative von Herrn Dr. H. Schmalfuss (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) wird seit 1978 der Santorin-Archipel einer gründlichen Durchforschung seines botanischen und zoologischen Bestandes unterzogen. Die Zielsetzung des Unterfangens ist bei Schmalfuss et alii (1981) dargestellt. Diese Arbeit enthält eine Einleitung zur physischen Geographie unter Berücksichtigung der abiotischen und biotischen Faktoren; auf sie sei auch im Hinblick auf das Verständnis der vorliegenden Ergebnisse verwiesen. In einem ersten zoologischen Abriß wird für die Wanzen summarisch die Artenzahl 82 angegeben. In seinem naturkundlichen Reiseführer (Schmalfuss 1991) sind 77 Wanzenarten (Rieger det.) namentlich für die Insel genannt.

Hiller von Gärtringen (1909) führt vom Santorin-Archipel 4 Wanzenarten an, von denen eine (*Scantius aegyptius*) wieder aufgefunden werden konnte. Das Vorkommen von zwei anderen Arten ist nicht belegt, aber doch wahrscheinlich (*Eurygaster austriaca* und *Cimex lectularius*). Eine Art (*Velia „currens“*) kam und kommt auf Santorin sicher nicht vor. Nach den Angaben Hillers sollte sich das Material, auf dem seine Angaben basieren, im Museum für Naturkunde in Berlin befinden, es ist dort aber nicht mehr aufzufinden (Göllner i. l. II. 92). Zwei Arten der Gattung *Berytinus* erwähnt Péricart (1984) von „Santorini“.

Die vorliegende Arbeit basiert im wesentlichen auf Material von verschiedenen Exkursionen und Einzelsammlern (Kapitel 4.), die Santorin zwischen 1971 und 1989 besuchten und dabei mehr oder weniger gezielt auch Wanzen aufsammelten. Der Verfasser besuchte die Inselgruppe (Abb. 1) im Mai 1991 für zwei Wochen, dabei stand im Vordergrund, die bis dato vorliegenden Ergebnisse abzurunden. Als relativ gut besammelt kann die Hauptinsel Thira gelten,

Abb. 1. Santorin-Archipel (nach SCHMALFUSS et alii 1981).

die kleinen Inseln Nea und Palea Kaimeni sind dagegen nur stichprobenhaft erfaßt (Tab. 1). Die Insel Thirasia und das Eiland Aspronisi wurden nicht auf Wanzen besammelt.

Das Belegmaterial befindet sich im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart und in der Sammlung RIEGER.

2. Liste der Arten

Die Angaben zur allgemeinen Verbreitung sind vorwiegend der Arbeit von JOSIFOV (1986) und einzelnen Familienmonographien und Katalogen (PÉRICART 1983, 1984, SLATER 1964) entnommen. Die Anordnung der Unterfamilien innerhalb der Familien, der Tribus innerhalb der Unterfamilien und der Genera innerhalb der Tribus erfolgt in alphabetischer Reihenfolge.

Veliidae

Velia „currens“ F.

„Santorin“ (HILLER VON GÄRTRINGEN 1909).

Das Vorkommen eines Vertreters der Veliidae auf Santorin ist wegen des Mangels an offenem Wasser, zumal an fließendem Wasser, sehr unwahrscheinlich.

Leptopodidae

Patapius spinosus R.

Kamari 30. 03. 1978 0/1[1]) Sandstrand.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Tingidae

Derephysia foliacea Fall.

Perissa, Phrygana 25. 05. 1991 0/1 unter *Origanum onites*.

Eurosibirische Art, in Griechenland in den Gebirgen nicht selten (PÉRICART 1983).

Dictyla nassata Pt.

Im Kulturland oft zahlreich auf und unter *Anchusa* und *Echium plantagineum*, Larven waren im April vorhanden. – Fundorte: Ia; Akrotiri; Finikia; Emborio; Perissa.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Dictyonota marmorea Bär.

Perissa, Phrygana, 25. 05. 91 mehrere Larven, 31. 05. 1991 1/0 von *Calicotome villosa* geklopft.

Nach JOSIFOV (1986) eine holomediterrane Art, nach PÉRICART (1983) aber nur im Westen des Mittelmeergebietes bis Griechenland verbreitet, von wo aber nur wenige Funde vorliegen (PÉRICART l. c., GÜNTHER 1990). Santorin ist der bisher östlichste Fundpunkt.

Elasmotropis t. testacea H. S.

Im Mai 1991 überall auf der Hauptinsel vom Meer bis zum Gipfel des Profitis Illias, wo *Echinops spinosissimus* wächst. – Fundorte: Mikros Ilias; Pori; Profitis Ilias; Perissa.

Pontomediterran verbreitet, neu für Griechenland, ihr Vorkommen war aber nach der Verbreitungskarte von PÉRICART (1983) zu erwarten.

Tingis grisea Germ.

Perissa, 22. 05. 1991 0/1 an Hauswand.

Pontomediterran (i. w. S.)-mittelasiatische Art, die PÉRICART (1983) nur von „Grèce continentale" kennt.

Miridae

Bryocorinae

Dicyphus tamaninii E. W.

Emborio, im Ort, 21. 05. 1991 0/1 von *Echinops spinosissimus*; – Perissa, Ruderalstelle, 25. 05. 1991 2/1 von *Hyoscyamus niger*.

Holomediterran.

---

[1]) Die *Zahl* vor dem Schrägstrich gibt die Anzahl der aufgefundenen Männchen, diejenige dahinter die Anzahl der Weibchen an.

Macrolophus costalis Fieb.

Wenige Exemplare von *Cistus* geklopft: Kulturland am Meer N Finikia, 29. 05. 91; – Phrygana am Mikros Ilias, 21. 05. 91; – Kapelle über Perissa, 19. 05. 91; – Wegränder bei Perissa, 7. 05. 79.

Holomediterran.

Macrolophus glaucescens Fieb.

Im Jahr 1991 zusammen mit *Elasmotropis testacea* häufig auf *Echinops spinosissimus*. – Fundorte: Mikros Ilias; N Finikia; Emborio; Perissa, Kapelle über Perissa.

Westeurosibirische Art, nur aus dem südöstlichen Europa und Südfrankreich bekannt.

Macrolophus pygmaeus Rmb. (*nubilus* H. S.)

Kapelle über Perissa, 19. 05. 91 1/4 von *Patrietaria*; – Perissa, Phrygana, 25. 05. 91 3/9 und Larven von *Origanum onites*; – Perissa, Ruderalstelle, 25. 05. und 28. 05. 91 4/8 mit Larven von *Hyoscyamus niger*.

Westpaläarktisch.

Deraeocorinae

Deraecoris serenus D. S.

Perissa, 28. 05. 91 0/1 Ruderalfläche, von *Hyoscyamus niger* und 0/1 verwildertes Kulturland.

Holomediterran.

Halticinae

Dimorphocoris lateralis Rt.

Pirgos, 31. 03. 78 0/2; – Kap Akrotiri, 01. 04. 78 1/2.

Holomediterran.

Orthocephalus parvulus Rt.

Ia, verwildertes Kulturland (Wiese) am Meer, 18. 05. 91 1/5, davon 0/2 makropter, 20. 05. 91 nur noch ein einzelnes Weibchen.

Pontomediterran.

Mirinae

Lygocoris pallidulus Bl.

Perissa, verwildertes Kulturland, 22. 05. 91 0/1; Kulturland am Meer, 29. 05. 91 1/4 von *Helichrysium arenarium*.
Nebeninsel Nea Kaimeni, 23. 05. 1991 0/1.

Kosmopolit der Tropen und Subtropen.

Lygus italicus E. W.

Perissa, Wegränder und aufgelassenes Kulturland, 07. 05. 79 4/3; – Perissa, Strand nach Kap Exomitis, 24. 05. 91 2/2; alle Stücke von *Chrysanthemum coronarium* gekeschert.

Nordmediterran.

Polymerus cognatus Fieb.

Perissa, aufgelassenes Kulturland, 07. 05. 79 1/4; – Perissa, Strand nach Kap Exomitis, 24. 05. 91 3/5 von *Cakile maritima*.

Holopaläarktisch.

Calocoris norvegicus Gmel.

Im Mai überall, wo *Chrysanthemum coronarium* wächst, in sehr großer Zahl anzutreffen.

Holarktisch.

Calocoris histrio Rt.

Kamari, im Eingangsbereich der Höhle, 19. 05. 91 1/0 von *Parietaria*; – Kamari, oberhalb Perissa, 04. 05. 89 2/0, 10. 05. 91 zahlreich auf *Scolymus hispanicus*.

Pontomediterran.

Dionconotus cruentatus Brul.

Wenige Exemplare ausschließlich im April 1978 erbeutet. – Fundorte: Finikia; Mikros Ilias; Profitis Ilias; Perissa.

Nordmediterran.

Trigonotylus pallidicornis Rt.

Ia, verwildertes Kulturland (Wiese) am Meer, 29. 05. 91 0/1 von Gräsern gekeschert.

Holomediterran (?), bis Vorderasien und in die äthopische Region verbreitet.

Trigonotylus pulchellus Hhn.

Ia, zusammen mit vorhergehender Art, 18. und 29. 05. 91 2/4 gekeschert.

Westpaläarktisch.

Orthotylinae

Heterocordylus mediterraneus tibialis E. W.

Perissa, Phrygana, 25. 05. 91 0/1 von *Calicotome villosa*.

Holomediterran, im Norden die Nominatform. Die Existenz der ssp. *mediterraneus* E. W. wird neuerdings von Ribes (1993) in Frage gestellt.

Orthotylus divisus Lv.

Perissa, 18. 05. 91 1/0 am Licht; – Perissa, Strand nach Kap Exomitis, 20. und 24. 05. 91 sehr zahlreich auf *Atriplex halimus*- größtenteils noch ganz frisch.

Vermutlich holomediterran.

Orthotylus virescens D. S.

Mikros Ilias, Phrygana, 21. 05. 91 0/2 von *Calicotome*; – Perissa, verwildertes Kulturland, 22. 05. 91 0/1 von *Calicotome villosa*.

Eurosibirisch.

Phylinae

Amblytylus luridus Hob.

Perissa, 18. 05. 91 0/1 am Licht.

Pontomediterran.

Campylomma oertzeni Rt.

Perissa, Strandhinterland nach Kap Exomotis, 24. 05. 91 zahlreiche frische Imagines auf Büschen von *Vites agnus-castus* zwischen den Feldern.

Pontomediterran.

Campylomma verbasci M. D.

Mai 1979 1/2. – Fundorte: Merovigli-Ia; Platanimohügel; Perissa.

Holarktisch.

Conostethus venustus Fieb.

Von Anfang April bis Anfang Mai sehr häufig. Als Futterpflanzen konnten die Asteraceen *Chrysanthemum coronarium* und „Kamille" ermittelt werden. – Fundorte: Ia; Merovigli-Ia; Mikros Ilias; Profitis Ilias; Perissa.

Holomediterrane Art, die sich zur Zeit nach Mitteleuropa ausbreitet.

Orthonotus longiceps Rt.

Kamari, im Eingangsbereich der Höhle, 19. 05. 91 2/2 von *Parietaria*; – Mikros Ilias, verwildertes Kulturland, 18. 05. 91 1/0 von *Chrysanthemum coronarium* gekeschert; – Perissa, Strandnähe, 05. 04. 78 1/1; Perissa, verwildertes Kulturland, 22. 05. 91 0/2, Phrygana, 25. 05. 91 5/8, jeweils unter *Origanum onites*.

Pontomediterran.

Pachyxyphus lineellus Mls.

Mikros Ilias, Phrygana, 18. und 21. 05. 91 7/5 von *Cistus* gekeschert; N Finikia Kulturland am Meer, 29. 05. 91 0/2 von *Cistus*.

Holomediterran.

Thermocoris munieri Pt. (*algiricus* E. W.)

Ende März bis Ende Mai zahlreich, die Futterpflanze ist vermutlich *Chrysanthemum coronarium*. – Fundorte: Ia; Thira; Küste Nähe Finikia; Mikros Ilias; Profitis Ilias; Perissa.

Holomediterran.

Tragiscocoris fieberi Fieb.

Mikros Ilias, 05. 04. 78 1/1; 21. 05. 91 0/3 von *Calicotome villosa*; – Perissa, Kulturland, verwildertes Kulturland, verwildertes Weinfeld, Phrygana, 09. 04. 78 1/0 und 22./25. 05. 91 0/3 von *Calicotome villosa*.

Holomediterran.

Tuponia hippophaes Fieb.

Kap Akrotiri, 18. 05. 91 zahlreiche, frisch entwickelte Exemplare auf *Tamarix*; Strand zwischen Perissa und Kap Exomities, 27. 05. 91 zahlreich auf *Tamarix*.

Holomediterran, in mehrere Rassen aufgespalten.

Tuponia carayoni vulnerata Lv.

Strand zwischen Perissa und Kap Exomitis, 20. und 24. 05. 1991 5/6 von *Tamarix*, deutlich seltener als *T. hippophaes*.

Holomediterran.

Pilophorus perplexus D. S.

Perissa, 30. 05. 1991 1/0 am Licht.

Westpaläarktisch.

Nabidae

Nabis capsiformis Germ.

Nebeninsel Nea Kaimeni, 09. 03. 1971 0/1.

Kosmopolit der Tropen und Subtropen.

Anthocoridae

Anthocoris minki pistaciae E. W.

Perissa 24. 05. 1991 1/0 am Licht.

Holomediterrane Art. Die Nominatform findet sich im südlichen und zentralen Europa, die ssp. *pistaciae* in Nordafrika, Palästina, Zypern, Armenien und in der Ukraine. Die südöstlichsten Fundpunkte für *m. minki* sind die Insel Kefallinia und Asenovgrad in Bulgarien (PÉRICART 1972). Der Fund von *minki pistaciae* auf Santorin ist damit der bisher westlichste.

Anthocoris nemoralis F.

Akrotiri, Wegrand, 18. 05. 91 1/0 auf dicht mti Blattläusen besetzter *Artemisia arborea*; – Kapelle über Perissa, 19. 05. 91 sehr zahlreich an stark verlaustem Riesenfenchel; – Perissa, Strand Richtung Kap Exomitis, 24. 05. 91 0/1 von *Tamarix*, Phrygana, 31. 05. 91 0/1.

Westpaläarktisch.

Orius laevigatus Fieb.

Häufige Art, von der zahlreiche Belege aus dem Mai vorliegen. Erreicht wie *Anthocoris nemoralis* auf verlausten Pflanzen ihre größten Populationsdichten, zum Beispiel Wegränder bei Akrotiri, 18. 05. 91 massenhaft Weibchen auf verlausten Büschen von *Artemisia arborea*. – Weitere Funde: Merovigli; Merovigli-Ia; Perissa, Phrygana unter *Origanum onites*; Perissa, Strand nach Kap Exomitis auf *Tamarix*; Platanimohügel; N Finikia.

Atlanto-mediterran.

Orius niger Wff.

Findet sich gemeinsam mit voriger Art, aber weit seltener. – Merovigli 27. 03.–12. 04. 78 2/1; – Perissa, aufgelassenes Kulturland, 07. 05. 79 3/0; – Perissa-Strand nach Kap Exomitis, 1/0 auf *Tamarix*.

Holopaläarktisch.

Cimicidae

Cimex lectularius L.

„Santorin" (HILLER VON GÄRTRINGEN, 1909)

Kosmopolit.

Reduviidae

Ploiaria domestica Scop.

Mikros Ilias, 29. 03. 78 1/0 Ginsterphrygana; – Thira, 14. 03. 71 0/1.

Holomediterran.

Coranus griseus R. (*aegyptius* auct. non F.)

Perissa, verwildertes Kulturland, 25.–28. 05. 91 1/5 und Larven auf dem Boden umherlaufend.

Vermutlich nordmediterran verbreitet.

Holotrichius tenebrosus Burm.

Nachtaktive Art, die tagsüber in der Regel unter Steinen sitzend angetroffen wird, die Weibchen laufen in der Nacht umher, die Männchen kommen ans Licht. Das Vorkommen beschränkt sich auf die tiefer gelegenen Teile der Insel, der höchstgelegene Fundpunkt liegt am Profitis Ilias bei ca. 340 m. Imagines fanden sich ausschließlich im Mai, kleinere Larven im März, Larven des letzten Stadiums im April; – Fundorte: Akrotiri; Ia; Finikia; Merovigli; Mikros Ilias; Profitis Ilias; Perissa.

Nordmediterran.

Oncocephalus bipartitus Hv.

Nebeninsel Nea Kaimeni, 25. 05. 76 0/1.
Nebeninsel Palea Kaimeni, 10. 05. 79 0/1, Seidenstücker det.

Die Art wurde aus Syrien beschrieben und ist auch aus dem Libanon bekannt (Putshkov & Putshkov 1988), möglicherweise pontomediterran verbreitet.

Abb. 2. *Holtrichius tenebrosus* Burm. (alle Santorin V. 1989), makropteres Männchen (links), mikropteres Männchen (Mitte), Weibchen (rechts).

Oncocephalus fasciatus Rt.

Nebeninsel Palea Kaimeni, 10. 5. 79 1/0, SEIDENSTÜCKER det.
Bisher bekannt aus Nordafrika, Nigeria, dem Chad, Sudan und aus Saudi Arabien (PUTSHKOV & PUTSHKOV 1988).

Eremisch-mediterran?

Berytidae

Berytinus hirticornis nigrolineatus Brull.

„Santorini" (PÉRICART 1984). – Thira, 04. 1978 2/0 in Bodenfallen an der Straße; – Perissa, Phrygana, 25. und 28. 05. 91 11/10 unter *Origanum onites*.

Euro-mediterrane Art, die ssp. *nigrolineatus* ist pontomediterran verbreitet.

Berytinus distinguendus Ferr.

„Santorini" (PÉRICART 1984). – Ia, Salzwiese an der Küste, 05. 05. 79 1/0, 18. und 29. 05. 91 3/4; – Emborio, aufgelassener Weinberg, 21. 05. 91 2/0.
Nebeninsel Palea Kaimeni, 09. 04. 78 1/0.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Berytinus montivagus M. D.

Ia, Salzwiese am Meer, 18. und 29. 05. 91, sehr zahlreich unter *Lotus cytisoides*; – Mikros Ilias, Phrygana, 21. 05. 91 0/1 im Detritus unter *Ballota acetabularia*; – Profitis Ilias, NE-Hang im Kalkschutt an der Straße, 05. 04. 78, 6 Ex., Kulturland, 30. 05. 91 1/0. – Perissa, verwildertes Kulturland, 20.–28. 05. 91 4/0; – Perissa, Phrygana, 25. 05. 91 1/0 unter *Origanum onites*.

Westpaläarktisch.

Berytinus striola Ferr.

Ia, Salzwiese am Meer, 18. 05. 1991 1/0; – Perissa, Phrygana, 25. und 28. 05. 91 1/1 unter *Origanum onites*.

Holomediterran.

Gampsocoris p. punctipes Germ.

Perissa, verwildertes Kulturland, 26. 05. 91 0/1 unter *Ononis diffusa*.

Westpaläarktische Art, die Nominatform erreicht ihre südöstliche Verbreitungsgrenze in der westlichen Türkei.

Lygaeidae

Geocorinae

Geocoris lineola Rmb.

Ia, verwildertes Kulturland (Wiese), 18. 05. 91 1/0; – Ia, Salzwiese am Meer, 29. 05. 91 1/0.

Holomediterran.

Geocoris megacephalus R.

Emborio, 20. 05. 79 1/0 unter Rinde eines *Eucalyptus;* – Perissa, verwildertes Kulturland, 25. 05. 91 0/1.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Heterogastrinae

Heterogaster longirostris E. W.

Platanimohügel, 20. 05. 79 1/0 von *Chrysanthemum coronarium*; – Emborio, 21. 05. 91 1/0 aufgelassener Weinberg, von *Echium plantagineum*; – Emborio, im Ort, 18/17 von *Urtica pillulifera*, sehr zahlreich mit vielen Larven; – Perissa/Emborio, Kulturland 23. 05. 91 1/0 von *Echium plantagineum*; – Perissa, Ruderalstelle, 25. 05. 91 2/3 von *Urtica pillulifera*; – Perissa, Kulturland 27. 05. 91 0/1 von *Echium plantagineum*; – Profitis Ilias, Gipfel, 18. und 30. 05. 91 je 1/0 von *Pinus* geklopft.

Aus Zypern beschrieben. Unterscheidet sich von dem westpaläarktisch verbreiteten *Heterogaster urticae* F. lediglich durch die unterschiedliche Länge des Rostrums und die durchschnittlich geringere Körpergröße. Die Form ist möglicherweise nur als Endglied eines Klins aufzufassen.

Pontomediterran?

Lygaeinae

Lygaeosoma erythropterum Pt.

Nebeninsel Nea Kaimeni, 09. 03. 71 1/2 und 12. 03. 71 0/1.

Artstatus umstritten (Seidenstücker 1960), Verbreitung noch wenig bekannt, vermutlich nordmediterran.

Lygaeosoma sardae Spin.

Perissa, verwildertes Kulturland, 22. 05. 91 0/1.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Spilostethus pandurus Scop.

Eine der häufigsten Wanzen auf dem Archipel, vom Meeresstrand bis zum Gipfel des Profitis Ilias stets zahlreich zu finden. Im Mai 1991 zahlreich am Profitis Ilias auf *Pinus brutia* unterhalb des Gipfels. – Funde liegen vor von: Ia; Finikia; Thira; Akrotiri; Perissa; Mikros Ilias; Profitis Ilias.

Nebeninsel Nea Kaimeni, 12. 03. 71 1/1, 23. 05. 91 zahlreiche Larven auf *Crepis foetida*.

Nebeninsel Palea Kaimeni, 03. 04. 78, 3 Ex.

Ausgesprochener Kulturfolger, Kosmopolit der Tropen und Subtropen.

Spilostethus saxatilis Scop.

Profitis Ilias, 09. 10. 78 1 Ex., 10. 05. 89 1/5 und 19. 05. 91 0/1; – „Insel Santorin", 01. 10. 88 1/0 und 15. 01. 92 0/1.

Holomediterran.

Orsillinae

Orsillus maculatus Fieb.

In der Gipfelregion des Mikros Ilias (18. 05. 91) und des Profitis Ilias (30. 05. 91) 6/4 von *Cupressus* geklopft.

Nordmediterran.

Nysius graminicola Klti.

Typische Art der Wegränder im Kulturland oder des verwilderten Kulturlandes, lebt unter anderem an *Chrysanthemum coronarium*. Im April und Mai sehr häufig. – Fund-

orte: Ia; Merovigli-Ia; Finikia; Platanimohügel; Pirgos; Perissa; Emborio-Kap Exomotis; Mikros Ilias; Profitis Ilias.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Nysius cymoides Spin.

Zusammen mit voriger Art, aber weit seltener, Belege liegen nur aus dem Mai vor. – Fundorte: Ia; Mikros Ilias; Platanimohügel; Perissa.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Nysius immunis Wk. (*stalianus* Hv.)

Im Kulturland, auf *Chrysanthemum coronarium*. Funde von 18 Exemplaren liegen aus den Monaten April und Mai vor. – Fundorte: Merovigli-Ia; Perissa; Kapelle über Perissa; Mikros Ilias; Profitis Ilias.

Holomediterran.

Oxycareninae

Macroplax fasciata H. S.

N Finikia, Kulturland am Meer, 29. 05. 91 0/1 von *Cistus*.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Microplax albofasciata C.

Profitis Ilias, NE-Hang, 27. 03.–12. 04. 78 0/1 aus Formolfalle an der Straße.
Nebeninsel Palea Kaimeni, 10. 05. 79 0/1.

Holomediterran.

Brachyplax tenuis M. R.

Perissa, Wegränder im Kulturland, 07. 05. 79 5/0 von *Chrysanthemum coronarium* gekeschert.

Holomediterran.

Rhyparochrominae

Antillocorini

Tropistethus albidipennis Hv.

Ia, vegetationslose Aschehänge N, 29. 03. 78 1/0.
Nebeninsel Palea Kaimeni, 10. 03. 71 1/0, 03. 04. 78 1/0.

Nordmediterran.

Drymini

Eremocoris fenestratus H. S.

Perissa, Hang des oberhalb Perissa, 26. 05. 91 2/0 in der Nadelstreu unter *Pinus brutia*.

Holomediterran.

Ischnocoris punctulatus Fieb.

Finikia, Ginsterphrygana, 29. 03. 78 1/0 mit rein gelblichen Femora: var. *flavipes* Sign.; – Mikros Ilias, Phrygana, 21. 05. 91 1/1 im Detritus unter *Ballota acetabularia*, Femora medial deutlich verdunkelt: var. *punctulatus*.

Holomediterran.

Notochilus damryi Pt.
Mikros Ilias, 05. 04. 78 1/0.
Nordmediterran.

Gonianotini

Aphanus rolandri L.
Perissa, 31. 05. 91 0/1 an Hauswand.
Holomediterran-mittelasiatisch.

Emblethis angustus Mtd.
Häufiges Bodentier, vom Meer bis zum Gipfel des Profitis Ilias. Belege liegen ausschließlich vom Mai vor. – Fundorte: Ia-Salzwiese; Finikia; Kamari-Küstenebene; Akrotiri; Perissa-verwildertes Kulturland; Profitis Ilias-Gipfel; – Profitis Ilias-Sattel über Perissa, 19. 05. 91 4/3 in lockerem, vegetationslosem Bimsgeröll, alle Ex. kurzflügelig.
Holomediterran.

Emblethis ciliatus Hv.
Perissa, verwildertes Kulturland, 26. 05. 91 3/0.
Holomediterran-mittelasiatisch.

Ischnopeza pallipes Pt.
Finikia, 06. 04. 78 0/1; – „Insel Santorin", 26. 04. 84 0/1. Nach Josifov (1986) eine eremische Art, die aus Griechenland bisher nur von Kreta bekannt war.
Eremisch-mediterran?

Lethaeini

Camptocera glaberrima Wk.
Perissa, Strandhinterland, 07. 05. 79 1/0.
Holomediterran-mittelasiatisch.

Lethaeus cribratissimus Stål
Mikros Ilias, 29. 03. 78 1 Ex.; – Thira, 28. 03. 78 1/0; – „Insel Santorin", 15. 01. 92 0/1.
Pontomediterran.

Megalonotini

Megalonotus praetextatus H. S.
Nebeninsel Nea Kaimeni, 12. 03. 71 0/1; 25. 05. 76 0/1.
Holomediterran-mittelasiatisch.

Megalonotus puncticollis Lc.
Thira, Monolithos, 11. 03. 71 1/0; – Ia, Küste, 05. 05. 79 0/1.
Holomediterran.

Plinthisini

Plinthisus brevicollis Latr. (*elongatus* Hv.)

Perissa, verwildertes Kulturland, 20.–28. 05. 91 7/6 in der Bodenstreu, meist frisch entwickelt; – Mikros Ilias, 06. 04. 78 0/1; – Profitis Ilias, 30. 03. 78 1/1.
Nebeninsel Nea Kaimeni, 12. 03. 71 1/1, das Männchen wurde von SEIDENSTÜCKER als „*Plinthisus elongatus* Hv." determiniert; – 02. 04. 78 0/1 Krater mit Trespenrasen.
Nebeninsel Palea Kaimeni, 10. und 14. 03. 71 5/4 davon 1/1 sehr klein und von SEIDENSTÜCKER „n. sp." determiniert.

Alle in dieser Hinsicht untersuchten Männchen zeigen, unabhängig von ihrer Größe und der Dimension des Pronotums dieselbe Gestalt der Genitalien.

Nordmediterran.

Rhyparochromini

Aellopus atratus Gz.

Im Kulturland und im verwilderten Kulturland sehr häufig unter *Echium plantagineum*. Funde im April und Mai. – Fundorte: Finikia; Thira; Perissa; – Perissa/Emborio Mai. '91 entlang der Feldraine, Imagines und Larven unter *Echium* geradezu massenhaft.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Liobus walkeri Saund.

Mikros Ilias, Phrygana, 21. 05. 91 0/1 im Detritus unter *Ballota acetabularia*.
Nebeninsel Palea Kaimeni, 03. 04. 78 0/1.

Pontomediterran.

Raglius alboacuminatus Gz. var. *funereus* Pt.

Mikros Ilias, Ginsterphrygana, 28. 03. 1978 0/1 unter Stein.

Westpaläarktisch, die var. *funereus* (ssp.?) nur im Süden.

Xanthochilus saturnius R.

Finikia, 05. 04. 78 0/1, 05. 05. 89 0/1; – Perissa, verwildertes Kulturland, 25.–28. 05. 91 2/1; – „Insel Santorin", 15. 01. 92 1/0.

Holomediterran.

Stygnocorini

Hyalochilus ovatulus C.

Kapelle oberhalb Parissa, 19. 05. 91 4/2 von *Parietaria* am Rande des kleinen Quellteiches.
Nebeninsel Palea Kaimeni, 10. 03. 71 0/1.

Holomediterran.

Stygnocoris sabulosus Schill.

Akrotiri, 09. 05. 89 1/0.

Eurosibirisch.

Stygnocoris similis E. W.

Funde liegen ausschließich vom Mai vor. – Fundorte: Ia-Salzwiese; Pori-Kulturland am Meer; Mikros Ilias-Kulturland 1 Ex. von *Rosmarinus* gekeschert und Phrygana unter

Ballota acetabularia; Profitis Ilias-Kulturland; Akrotiri; Perissa/Emborio-Kulturland, Perissa-verwildertes Kulturland und Phrygana unter *Origanum onites*.

Eine der häufigsten Wanzen auf der Hauptinsel, in allen Biotopen, unabhängig vom Nutzungsgrad zu finden. Die Tiere sitzen meist am Boden oder in der Bodenstreu, seltener auf der Vegetation.

Vermutlich nordmediterran, bis Mitteleuropa ausstrahlend (MELBER et alii 1991).

Pyrrhocoridae

Pyrrhocoris apterus L.

In den Ortschaften und entlang von Straßen/Wegen sehr häufig an und unter *Malva parviflora*. Außerhalb der Ortschaften mehrfach flugfähige Exemplare gefunden, zum Beispiel Protitis Ilias, Gipfel, 30. 05. 91 1/1 von *Pinus* geklopft.

Holarktisch.

Scantius aegyptius L.

„Santorin" (HILLER VON GÄRTRINGEN 1909). – In den Ortschaften und an Ruderalplätzen außerhalb, oft unter Steinen in der Nähe von *Lavatera*, nicht selten. Funde im April und Mai. – Fundorte: Finikia; E Merovigli; Akrotiri; Perissa.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Stenocephalidae

Dicranocephalus a. agilis Scop.

Häufige Art, an und unter Euphorbien, fliegt auch gern ans Licht. Funde liegen vom Januar, April und Mai vor. – Fundorte: Finikia; Kamari; Akrotiri; Perissa; Profitis Ilias-Gipfel.

Holomediterran.

Dicranocephalus pruinosus Hv.

Perissa, am Licht, 17. 05. 91 0/1 und 30. 05. 91 2/1; – N Finikia, Kulturland am Meer, 29. 05. 91 1/0 gekeschert.

JOSIFOV (1986) führt, ohne dies näher zu begründen, *pruinosus* Hv. sowie *divulsus* Hv. als Synonyme von *marginicollis* Pt., welcher holomediterran verbreitet sein soll.

Coreidae

Arenocoris intermedius Jak. (*angustus* Rt.)

Ia, Aschenhänge N, 28. 03. 78 0/1; – Ia, Salzwiese am Meer, 29. 05. 91 1/2; – Kap Akrotiri, felsiges Brachland, 01. 04. 78 0/1, 10. 04. 78 0/1, 14. 05. 79 1/1.
Nebensinel Nea Kaimeni, 09. 03. 71 0/2, 02. 04. 78 0/1 „Bulte".
Nebeninsel Palea Kaimeni, 10. 05. 79 0/1.

Holomediterran-mittelasiatisch. Aus Griechenland bisher nicht bekannt.

Arenocoris waltli H. S.

Im Gegensatz zu voriger Art eher an verwildertes Kulturland gebunden. – Thira, 30. 04. 89 0/1; – Perissa, verwildertes Kulturland, 20.–28. 05. 91 13/4, Phrygana, 20. 08. 91 1/0 unter *Origanum onites*.

Holomediterran.

Ceraleptus obtusus Brul.

„Insel Santorin", 15. 01. 92 1/0.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Coriomeris affinis H. S.

„Insel Santorin", 27. 04. 87 1/0 var. *spinolai* C.

Holomediterran.

Coriomeris hirticornis F.

Mirkos Ilias, verwildertes Kuturland, 18. 05. 91 1/0 gekeschert; – Profitis Ilias bei Emborio, 19. 05. 79 1/0.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Loxocnemis dentator F.

Ia, Salzwiese, 29. 05. 91 0/1; – N Finikia, Kulturland am Meer, 29. 05. 91 1/0; – Merovigli, 15. 04. 78 2/0; – Profitis Ilias bei Kamari, 30. 03. 78 0/1; – Perissa, verwildertes Kulturland, 23. und 26. 05. 91 0/2 unter *Ononis diffusa*.

Holomediterran.

Centrocoris spiniger F.

Ia, E Küstenebene, 05. 05. 79 1/1; – Merovigli, 04. 05. 79 0/2; – Pirgos, 18. 05. 79 1/0; – Perissa, 07. 05. 79 1/0; – „Insel Santorin", 15. 01. 92 1/0.

Holomediterran.

Haploprocta sulcicornis F.

Ia, Kulturland am Meer (Wiese), 18. und 29. 05. 91 1/1 von *Rumex bucephaloides*; – Merovigli-Ia, 04. 05. 79 4/0; N Finikia, Kulturland am Meer, 29. 05. 91 1/1; – Kap

Abb. 3. *Loxocnemis dentator* F.; zwei Weibchen vom Peloponnes [Umgebung Githio] (links: 9,5/8,1 mm), zwei Weibchen von Santorin (rechts: 8,3/7,2 mm).

Exomitis, 11. 05. 79 0/2; – Perissa, 07. 05. 79 2/1; – Perissa, Fuß des Profitis Ilias, 05. 04. 78 1/0.
Nebeninsel Nea Kaimeni, 12. 03. 71 1/0, 23. 05. 91 0/1.

Holomediterran.

Syromastes rhombeus L.

Profitis Ilias, 09. 05. 79 1/0.
Nebeninsel Nea Kaimeni, 09. 03. 71 0/1.

Westpaläarktisch.

Spathocera lobata H. S.

Perissa, 11. 05. 79 1/0.
Nebeninsel Nea Kaimeni, 12. 03. 71 0/1.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Rhopalidae

Maccevethus corsicus Sign. (*lutheri* E. W.)

Profitis Ilias, 09. 05. 79 1/0.

Nordmediterran.

Stictopleurus pictus Fieb.

Ia, Kulturland am Meer (Wiese), 29. 05. 91 1/0; – Kap Exomitis, 27. 05. 91 2/0; – Perissa, verwildertes Kulturland, 20. und 22. 05. 91 2/0; – Perissa, Phrygana, 31. 05. 91 0/1 von *Helichrysium italicum*.
Nebeninsel Nea Kaimeni, 23. 05. 91 0/1.

Holomediterran.

Liorhyssus hyalinus F.

Perissa, verwildertes Kulturland, 20.–28. 05. 91 mehrfach, meist frisch entwickelte Exemplare von verschiedenen Asteraceen gekeschert; – Perissa, Ruderalstelle, 25. 05. 91 2/1 frisch entwickelt, von *Hyoscyamus niger*; – Wegränder zwischen Perissa und Emborio, 23. 05. 91 0/3; – Kapelle über Perissa, 19. 05. 91 0/3; – Perissa, Strand nach Kap Exomitis, 24. 05. 91 0/1.
Nebeninsel Nea Kaimeni, 23. 05. 91 1/0.

Nach Josifov Kosmopolit der Tropen und Subtropen. Ist aber auch aus dem südlichen Mitteleuropa bekannt und daher eher zu den Kosmopoliten der wärmeren Zonen zu rechnen.

Rhopalus distinctus Sign. ssp.?

Perissa, Phrygana, 25. 05. 91 3/1 unter *Origanum onites*.

Holomediterran.

Cydnidae

Cydnus aterrimus Forst.

Die Funde stammen vom April und Mai. – Fundorte: Ia; Finikia; Pirgos; Akrotiri; Kap Akrotiri; Emborio; Perissa/Emborio, Larven auf *Euphorbia terracina* (27. 05. 91); Perissa-im-Ort; Perissa-verwildertes Kulturland; Kapelle über Perissa; N Finikia; Thira; Thira-im-Ort; Kamari; Mikros Ilias; Profitis Ilias.

Abb. 4. *Rhopalus distinctus* Sign.; Männchen aus Süddeutschland (links: 6,2 mm), Männchen von Santorin (rechts: 5,3 mm).

Eine der häufigsten Wanzen auf der Insel, die sich überall in der Phrygana und im Kulturland findet, sie ist regelmäßig auch in den Ortschaften anzutreffen. Erstaunlicherweise liegen keine Funde von den Kaimeni-Inseln vor.

Kosmopolit der wärmeren Zonen.

Macroscytus brunneus F.

Mikros Ilias, 06. 04. 78, 2 Ex.; – Finikia, 05. 05. 89 0/2; – Akrotiri, 09. 05. 89 0/1; – Pirgos, 18. 05. 1979 0/2.

Kosmopolit der wärmeren Zonen.

Amaurocoris curtus Brul.

Kap Akrotiri, 05. 04. 78 0/1.

Pontomediterran-mittelasiatische Art. Neu für Griechenland.

Canthophorus m. melanopterus H. S.

Funde liegen aus den Monaten April und Mai vor. – Fundorte: Ia; Finikia; Monolithos; Profitis Ilias bei Kamari und Gipfel; – Perissa/Emborio-Wegränder; – Perissa-verwildertes Kulturland.

Häufige Art im verwilderten Kuturland und an Wegrändern. Die Futterpflanze der Art ist sehr wahrscheinlich *Echium plantagineum*, unter dem sich im Mai '91 mehrfach neben Imagines ganze Nester von Larven fanden.

Holomediterran.

Crocistethus basalis Fieb.

Ia-Salzwiese; Kap Akrotiri; Akrotiri-Phrygana und Kulturland; Kamari-Küstenebene; Kap Exomitis; Emborio-aufgelassenes Weinfeld, im sandigen Bimssteingrus; Perissa/Emborio-Kulturland; Perissa-verwildertes Kulturland.
Nebeninsel Palea Kaimeni, 10. 05. 79 2/0.

Im April und Mai eine der häufigsten Wanzen überhaupt, scheint jedoch die „Hochlagen" zu meiden. Erreicht im verwilderten Kulturland ihre größten Populationsdichten.

Holomediterran.

Ochetostethus opacus Sz.

In der Bodenstreu unter verschiedenen Pflanzen an denselben Orten wie *Crocistethus basalis*, aber nicht so häufig. Funde liegen aus den Monaten März bis April vor. – Fundorte: Finikia; Ia; Kamari; Kap Akrotiri; Akrotiri.
Nebeninsel Nea Kaimeni, 25. 05. 76 0/1.
Nebeninsel Palea Kaimeni, 10. 03. 71 1/0 und 03. 05. 84 1/1.

Holopaläarktisch.

Sehirus morio L.

Im April und Mai, im verwilderten Kulturland, meist unter *Echium plantagineum* nicht selten, kommt auch in größerer Zahl ans Licht, zum Beispiel Perissa, 30. 05. 91 7/6. – Fundorte: Emborio; Kap Exomitis; Mikros Ilias; Perissa.

Holopaläarktisch.

Scutelleridae

„Eurygaster hottentottus F."

„Santorin (Hiller von Gärtringen 1909). – Das Zitat bezieht sich sehr wahrscheinlich auf *Eurygaster austriaca* Schrk., deren Vorkommen auf Santorin durchaus möglich erscheint.

Holomediterran.

Psacasta tuberculata F.

Perissa/Emborio, Kulturland, 23. 05. 91 0/1 von *Echium plantagineum*.

Holomediterran.

Odontoscelis byrrhus Seid.

Ia, Salzwiese am Meer, 18. 05. 91 2/1 unter *Teucrium capitatum* und *Anthemis tomentosa*; – Kap Akrotiri, 14. 05. 79 1/0; – Akrotiri, 11. 08. 81 2/1; – Kap Exomitis zwischen *Elymus farctus* und *Lotus cytisoides*, 27. 05. 91 1/0; – Perissa, 03. 05. 79 0/2, 30. 04. 89 1/2.

Pontomediterran.

Odontoscelis minuta Jak.

Perissa, 30. 04. 89 1/0.

Nordmediterran.

Odontotarsus rufescens Fieb.

Mikros Ilias, Phrygana, 21. 05. 91 0/1 gekeschert.

Pontomediterran.

Pentatomidae

Pentatominae

Aelia acuminata L.

Ia, Kulturland am Meer (Wiese), 29. 05. 91 1/2.

Holopaläarktisch.

Brachynema germari Klti.

„Insel Santorin", 15. 01. 92 0/1.

Holomediterran.

Carpocoris m. mediterraneus Tam.

Emborio, 19. 05. 79 1/1; – Perissa, 07. 05. 79 1/0.

Holomediterran.

Croantha ornatula H. S.

Ia, Salzwiese am Meer, 16. 05. 79 0/1.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Dolycoris baccarum L.

Sehr häufig, überall auf der Hauptinsel. Funde liegen von Januar, April und Mai vor. – Fundorte: Finikia; Mikros Ilias; Akrotiri; Strand bei Kamari; Profitis Ilias-Kulturland und Gipfel. Auffallend war im Mai '91 das häufige Auftreten der Art auf dem Gipfel des Profitis Ilias. Nach starkem Sturm aus West am 29. 05. 91 konnte dann am 30. 05. dort ein Massenvorkommen von *D. baccarum* beobachtet werden. Die Wand des Klosters war dicht mit den Tieren besetzt, die aber offensichtlich keinerlei Tendenz zeigten, diesen Ort wieder zu verlassen (Übersommerung „im Gebirge"?).

Holopaläarktisch.

Sciocoris maculatus Fieb.

Ia, Salzwiese am Meer, 18. und 29. 05. 91 1/7 unter *Silene sartorii*, mit Larven; – Perissa, Felder, 07. 05. 79 1/0; – Perissa, verwildertes Kulturland, 12.–28. 05. 91 3/3 am Boden unter verschiedenen Pflanzen; – Perissa, Phrygana, 28. 05. 91 1/0 unter *Origanum onites*.

Holomediterran.

Sciocoris helferi Fieb.

Profitis Ilias, Nordhang, 31. 03.–13. 04. 78 0/1 Formolfalle unter Kiefern; – Perissa, verwildertes Kulturland, 25.–28. 05. 91 2/2.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Eurydema ornatum L.

Merovigli, 15. 05. 79 1/0.

Holopaläarktisch-orientalisch.

Eurydema ventralis Klti.

Kamari, Kulturland in der Küstenebene, 27. 05. 76 1/1.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Podopinae

Ancyrosoma leucogrammes Gmel.

Ia, E Küstenebene, 07. 05. 79 1/0.

Nordmediterran-mittelasiatisch.

Graphosoma semipunctatum F.

Perissa, 07. 05. 79 1/0; – Perissa, verwildertes Kulturland, 22. 05. 91 0/1; – Profitis Ilias, Gipfel 18. 05. 91 zahlreich am Riesenfenchel.

Holomediterran-mittelasiatisch.

Ventocoris achivus Hv.

Emborio, Fuß des Profitis Ilias, 19. 05. 79 1/0; – Profitis Ilias, 07. 05. 79 0/1; – Mikros Ilias, verwildertes Kulturland, 18. 05. 91 1/0 gekeschert; – Perissa, verwildertes Kulturland, 07. 05.–26. 05. 91 2/4 gekeschert und am Boden; – Perissa/Emborio, Kulturland, 27. 05. 91 0/1.

Pontomediterran.

Ventocoris rusticus F.

Perissa, 07. 05. 79 1/0.

Nordmediterran.

3. Ergebnisse

3.1. Artenzahl und Charakteristik der Arten im Santorin-Archipel

Das vorliegende Material umfaßt 126 Arten, mit den Meldungen HILLERS – aber ohne die unwahrscheinliche Meldung von *Velia* – 128 Arten. In der folgenden zahlenmäßigen Auswertung (Tab. 1) sind die Arten HILLERS jedoch nicht berücksichtigt.

Die individuenreichsten Populationen bilden, wie wohl überall im Mediterrangebiet die Kulturfolger. In Santorin ist es das verwilderte Kulturland, wo die größten Populationsdichten erreicht werden.

Tab. 1. Verteilung der Arten auf dem Santorin-Archipel (ohne Angaben HILLERS).

Insel	Arten
Archipel	126
Thira	121
Nea Kaimeni	14
Palea Kaimeni	12
nur Thira	105
nur Nea Kaimeni	3
nur Palea Kaimeni	1
nur Nea und Palea Kaimeni	1
Nea und Palea Kaimeni gemeinsam	5
Thira und Nea Kaimeni gemeinsam	10
Thira und Palea Kaimeni gemeinsam	10
Thira, Nea und Palea Kaimeni gemeinsam	4

Beispiele sind *Calocoris norvegicus* sowie *Aellopus atratus* und *Sehirus morio*, die an den überall verbreiteten *Chrysanthemum coronarium* bzw. *Echium plantagineum* leben. *Pyrrhocoris apterus* ist an Wegrändern, Schuttplätzen etc. zahlreich unter *Lavatera* und *Malva* verbreitet. Ebenfalls sehr häufig und vom Meer bis zum Gipfel des Profitis Ilias stets zahlreich zu finden, ist *Spilostethus pandurus*, ohne daß eine Bindung der Imagines an eine bestimmte Pflanze zu erkennen wäre. Einige „Bodentiere" gehören ebenfalls in diese Gruppe, etwa *Nysius graminicola, Emblethis angustus* und *Cydnus aterrimus*.

Auffällig ist, daß die im übrigen Mediterrangebiet seltenen Arten *Stygnocoris similis* und *Crocistethus basalis* in Santorin mit zu den häufigsten überhaupt gehören, sie sind im Kulturland und in den Resten naturnaher Phrygana am Boden überall und oft in hoher Individuendichte zu finden. Zwei Deutungen erscheinen möglich.

1. Die Konkurrenz durch Arten mit gleichen Habitats-Ansprüchen ist in der im Vergleich zum Festland artenärmeren Santorin-Fauna geringer.

Crocistethus basalis besiedelt Habitate, die sie zum Beispiel auf dem Peloponnes mit Arten der Gattungen *Aethus, Geotomus* und *Ochetostethus* teilen muß, in Santorin tritt nur *Ochetostethus* als Konkurrent auf.

2. Es fehlen Prädatoren, die im übrigen Verbreitungsgebiet der Arten die Populationsdichten regeln.

Eine Vermutung, für deren Richtigkeit es aber keine Belege gibt.

Der Vergleich mit der Heteropterenfauna von Griechenland [unter Ausschluß der „kleinasiatischen" Inseln (Josifov 1986)] zeigt, daß die Arten mit einer überwiegend

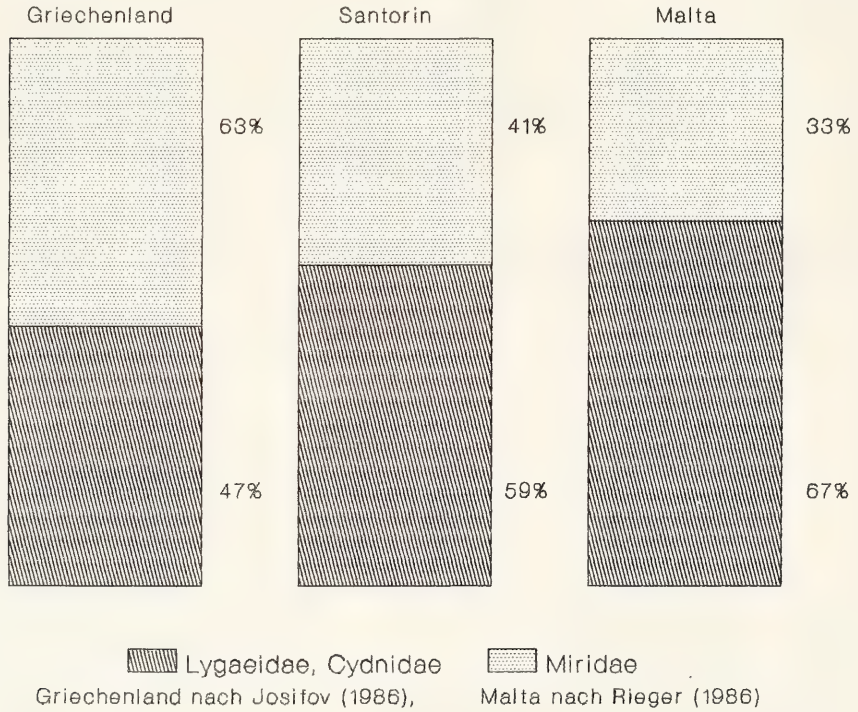


Abb. 5. Prozentuale Verteilung der Miridae gegenüber den Lygaeidae und Cydnidae in Gesamtgriechenland und den Inselgruppen von Santorin und Malta.

„an den Boden gebundenen" Lebensweise, Lygaeidae, Cydnidae unter anderem gegenüber den eher frei auf der Vegetation lebenden Miridae zahlenmäßig überwiegen. Die Beobachtung scheint für andere kleine Inseln ebenfalls zuzutreffen, wie der Vergleich mit Malta zeigt (Abb. 5), und damit nicht zufällig zu sein.

3.2. Herkunft der Arten und Verteilung auf die faunistischen Formationen (Tab. 2)

Überleben und Neubesiedlung nach der Santorin-Katastrophe: Die Insel Santorin wurde um 1660 v. Chr. durch einen explosiven Vulkanausbruch größtenteils zerstört. Die verbliebenen Reste – der Rand der Santorin-Caldera – waren in weiten Teilen mit einer bis zu 30 m mächtigen Ascheschicht bedeckt. Dabei wurden die frei auf der Vegation lebenden Arten der Tingidae, Miridae, Nabidae, Anthocoridae und Rhopalidae sicher vollständig vernichtet. Einige der auch in der Bodenstreu lebenden Arten der Lygaeidae, Coreidae, Scutelleridae und Pentatomidae sowie die fast ausschließlich am und im Boden lebenden Cydnidae hatten hingegen durchaus Überlebenschancen.

Die Neubesiedlung nach der vermutlich weitgehenden Vernichtung der Fauna erfolgte durch Einschleppung, Verdriftung auf dem Meer, aber wohl ganz entscheidend durch Verdriftung mit dem Wind. Da die Inseln der Kykladen untereinander nur geringe Entfernungen aufweisen und Santorin somit mit den anderen Inseln und dem Festland durch eine Art „Inselbrücke" verbunden ist, kann die Wahrscheinlichkeit, daß ein Großteil der jetzt anzutreffenden flugaktiven Arten durch Windverdriftung bei Sturm aus West nach Santorin gelangte, als durchaus plausibel gelten.

Am Beispiel der sieben auf Santorin gefundenen Cydnidae sei der Zusammenhang aufgezeigt. Gute Flieger sind: *Cydnus aterrimus* (tagaktiv), *Macroscytus brunneus* und *Sehirus morio* (nachtaktiv), *Amaurocoris curtus* (Aktivitätsphasen unbekannt). *Crocistethus basalis* und *Ochetostethus opacus* fliegen vermutlich eher ungern (wenn überhaupt), darauf weist das Fehlen der Arten im langjährigen Lichtfang auf dem

Tab. 2. Verteilung der Heteroptera-Arten auf die faunistischen Formationen.

Kosmopolit	1
Kosmopolit der Tropen und Subtropen	3
Kosmopolit der wärmeren Zonen	3
Holarktisch	3
Holopaläarktisch-orientalisch	1
Holopaläarktisch	6
Westpaläarktisch	8
Eurosibirisch	3
Westeurosibirisch	1
Holomediterran-mittelasiatisch	23
Holomediterran (z.T. mit Ausstrahlung nach Norden)	44
Pontomediterran-mittelasiatisch	2
Pontomediterran	13
Atlantomediterran	1
Euromediterran	1
Nordmediterran	13
Eremisch(-mediterran)	2
	128

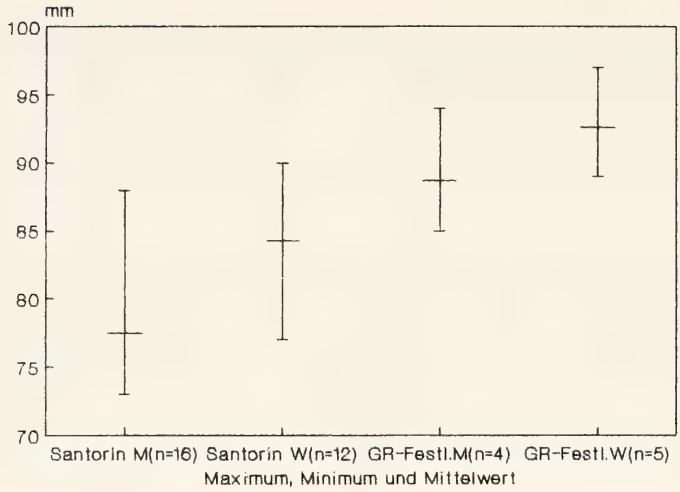


Abb. 6. *Aellopus atratus* Gz.; Größenvergleich der Tiere vom griechischen Festland (*GR-Festl.*) und von Santorin. – *M* = Männchen, *W* = Weibchen.

Peloponnes (Umgebung Monemvasia) hin. Beide Arten haben also entweder die Santorin-Katastrophe überlebt, bei der versteckten Lebensweise – zum Teil tief in der Streuschicht des Bodens – durchaus denkbar, oder sie wurden auf andere Weise eingeschleppt, zum Beispiel durch menschliche Aktivitäten. Dafür spräche das Fehlen anderer Cydniden-Genera mit ähnlich versteckter Lebensweise, die ebenfalls überlebt haben müßten (*Aethus, Geotomus*).

Interessant ist in diesem Zusammenhang auch das Vorkommen von *Oncocephalus fasciatus* und *bipartitus*, beide isoliert von den bisher bekannten Verbreitungsgebieten und eigentlich nur als Tertiärrelikte zu deuten.

3.3. Anmerkungen zu einzelnen Arten

Die Arten der Gattung *Holotrichius* haben in der Regel langflügelige und flugtüchtige Männchen, während die durch sehr breite Abdomina auffallenden Weibchen mikropter sind. Nur von wenigen Arten sind auch mikroptere Männchen bekannt, so zum Beispiel von *Holotrichius apterus* Jak. Völlig überraschend gelang am 9. 5. 89 (Scherm leg.) der Fund eines mikropteren Männchens von *Holotrichius tenebrosus* bei Finikia. In der Form des Pronotum ähnelt das Exemplar stark einem Weibchen, die Abdomenform ist jedoch die der Männchen (Abb. 2).

Einige Arten der Inselgruppe fallen durch gegenüber Festlandsexemplaren deutlich geringere Körpergröße auf. In der Abb. 3 sind Weibchen des *Loxocnemis dentator* vom Peloponnes (Umgebung Githio) solchen von Santorin gegenübergestellt. Die kleinsten Weibchen vom Festland (8,1 mm) entsprechen in der Körperlänge etwa den größten Weibchen von Santorin (8,3 mm).

Die drei Männchen und das eine Weibchen von *Rhopalus distinctus* fallen durch ihre fahl gelbliche Färbung auf, in der sie sich von den eher rötlich gefärbten Tieren der Populationen des Peloponnes und auch Mitteleuropas deutlich unterscheiden. Hinzu kommt die auffallend geringere Körpergröße der Tiere von Santorin (Abb. 4). Keine Unterschiede sind allerdings im Genitalbau vorhanden. Ob möglicherweise

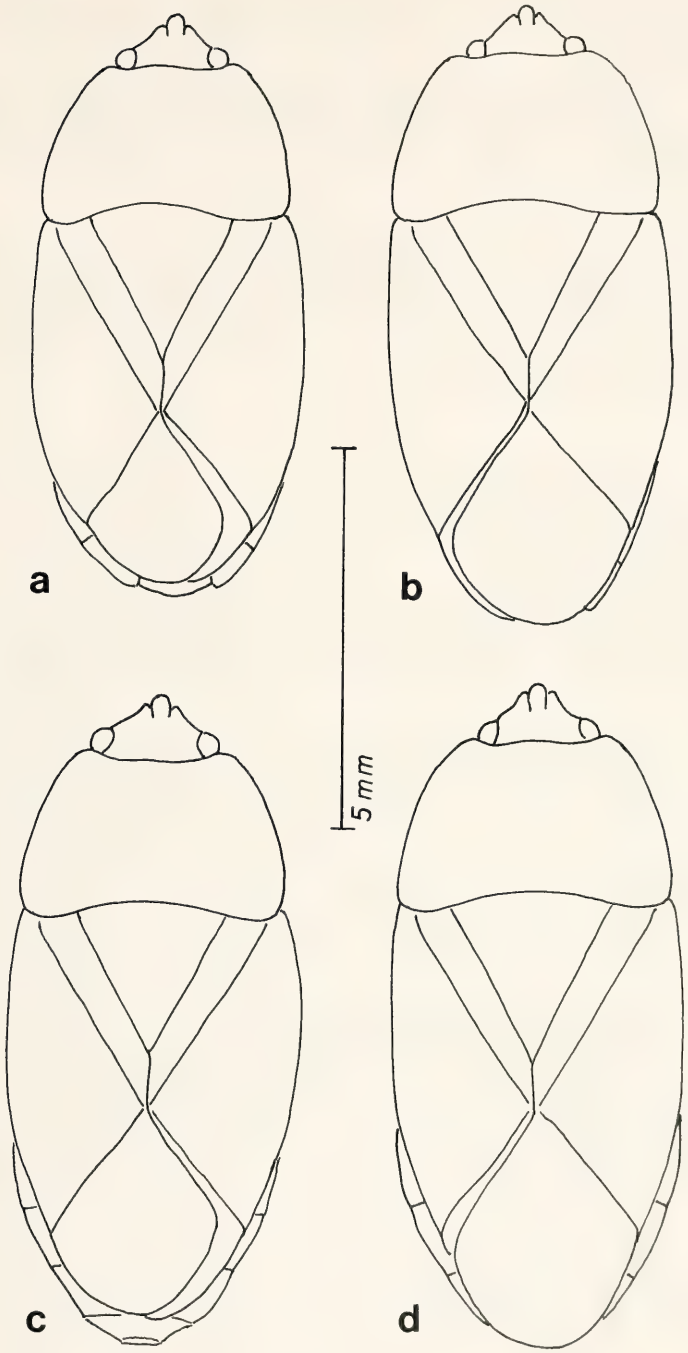


Abb. 7. *Aellopus atratus* Gz.; kurzflügelige (*a, c*) und langflügelige Exemplare (*b, d*) von Santorin. – Männchen oben, Weibchen unten.

bereits eine Inselrasse entstanden ist, läßt sich wegen des doch geringen Materials nicht entscheiden.

Aellopus atratus ist in beiden Geschlechtern deutlich kleiner als Festlandstiere (Abb. 6), es tritt außerdem ein hoher Anteil Tiere mit verkürzten Flügeln auf (Abb. 7). Diese Form der Flügelausbildung ist meines Wissens bisher von dieser Art nicht bekannt.

4. Danksagung

Besonderer Dank gebührt Herrn Dr. H. Schmalfuss (Stuttgart) und seinen Mitarbeitern (Dr. M. Baehr, B. Hoffmann, R. Kuppler, Dr. H. Pieper, M. Schlegel) für die Bereitstellung des relativ umfangreichen Materials der Aufsammlungen von 1978 und 1979 sowie anderer Jahre; weitere umfänglichere Aufsammlungen verdanke ich den Herren Dr. R. Grimm (Tübingen) und H. Scherm (Regensburg).

5. Literatur

Günther, H. (1990): Contribution to the Heteroptera Fauna of the Balkan Peninsula. – Scopolia (Suppl.) **1**: 39–52; Lubljana.

Hiller von Gärtringen, F. (1909): Die Insel Thera in Altertum und Gegenwart. – Bd. **4**, (Nachtrag 6), p. 179; Wien.

Josifov, M. (1986): Verzeichnis der von der Balkanhalbinsel bekannten Heteropterenarten (Insecta, Heteroptera). – Reichenbachia **14**: 61–93; Dresden.

Melber, A., H. Günther & Chr. Rieger (1991): Die Wanzenfauna des Österreichischen Neusiedlerseegebietes (Insecta, Heteroptera). – Wiss. Arb. Burgenld **89**: 63–192; Eisenstadt.

Péricart, J. (1972): Hémiptères Anthocoridae, Cimicidae et Microphysidae de l'ouest-paléarctique. – Faune Europe Bassin méditerr., **7**, 402 pp.; Paris.

– (1983): Hémiptères Tingidae euro-méditerranéens. – Faune Fr. **69**: 1–620; Paris.

– (1984): Hémiptères Berytidae euro-méditerranéens. – Faune Fr. **70**: 1–171; Paris.

Putshkov, V. G. & P. V. Putshkov (1988): A catalogue of the Reduviidae of the world. – **4**: 1–145; Kiev.

Ribes, J. (1993): Mírids interessants de Catalunya i Aragó (Heteroptera Miridae). – Sess. Conjuncta Entomol. ICHN SCL 7 (1992): 13–21; Barcelona.

Rieger, Chr. (1986): Wanzen aus Malta (Insecta, Heteroptera). – Carolinea **44**: 87–90; Karlsruhe.

Schmalfuss, H. (1991): Santorin: Leben auf Schutt und Asche; ein naturkundlicher Reiseführer. – 130 S.; Weikersheim (Markgraf).

Schmalfuss, H., C. Steidel & M. Schlegel (1981): Die Fauna der Ägäis-Insel Santorin. Teil 1. – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) **347**: 1–14; Stuttgart.

Seidenstücker, G. (1960): Über die Formen der Gattung *Lygaeosoma* Spin. (Hem.-Het.) – Opusc. zool., Münch. **40**: 1–8; München.

Slater, J. A. (1964): A catalogue of the Lygaeidae of the world. – 2 Vols., 1668 pp.; Storrs, Conn.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Christian Rieger, Wendlinger Str. 16, D-72622 Nürtingen.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

RH
5932
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 521	4 S.	Stuttgart, 1. 6. 1995

Erstnachweise indopazifischer Brachyura (Crustacea: Decapoda) von der türkischen Mittelmeerküste

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

New Additional Records of Indopacific Species (Crustacea: Decapoda: Brachyura) from the Turkish Mediterranean Coast

Von Rudi & Luzinda Enzenroß, Ravensburg

Mit 3 Abbildungen

Summary

Two new immigrants of Indopacific Brachyura, *Micippa thalia* (Herbst 1803) (Majidae) and *Macrophthalmus* (*M.*) *graeffei* A. Milne Edwards 1873 (Ocypodidae) and a first record of *Daira perlata* (Herbst 1790) (Xanthidae) are reported from the Turkish Mediterranean coast.

Zusammenfassung

Zwei neue Einwanderer von indopazifischen Brachyura, *Micippa thalia* (Herbst 1803) (Majidae) und *Macrophthalmus* (*M.*) *graeffei* A. Milne Edwards 1873 (Ocypodidae) sowie ein erster Fund von *Daira perlata* (Herbst 1790) (Xanthidae) werden von der türkischen Mittelmeerküste nachgewiesen.

1. Einleitung

Seit 1985 unternahmen wir jeweils in den Monaten März bis Mai Sammelreisen an die türkische Ägäis- und Mittelmeerküste um die Ausbreitung nichtmediterraner Invertebraten zu beobachten und mögliche Neuzugänge festzustellen.

In der Bucht von Iskenderun und der Bucht von Mersin, rund um die Adana-Halbinsel an der türkischen Südostküste scheinen besonders günstige Bedingungen für die Ansiedlung indopazifischer Organismen zu bestehen (Enzenross L. & R. und Niederhöfer 1990: 294). Die Anzahl derjenigen Arten, die im Ostmittelmeer bereits große Populationen entwickelt haben, ist seit 1985 ständig gestiegen.

2. Indopazifische Brachyura-Arten

Bisher konnten von uns 12 nichtmediterrane Brachyura-Arten an der türkischen Mittelmeerküste festgestellt werden:

Eucrate crenata (De Haan 1835), Goneplacidae,
Ixa monodi (Holthuis & Gottlieb 1956), Leucosiidae,
Leucosia signata (Linnaeus 1758), Leucosiidae,
Myra fugax (Fabricius 1798), Leucosiidae,
* *Micippa thalia* (Herbst 1803), Majidae,
* *Macrophthalmus graeffei* A. Milne Edwards 1873, Ocypodidae,
Charybdis helleri (A. Milne Edwards 1867), Portunidae,
Charybdis longicollis (Leene, 1938), Portunidae,
Portunus pelagicus (Linnaeus 1758), Portunidae,
Thalamita poissonii (Audouin 1826), Portunidae,
Atergatis roseus (Rueppell 1830), Xanthidae,
* *Daira perlata* (Herbst 1790), Xanthidae.

Die mit einem Stern gekennzeichneten Arten werden hier erstmals vom Mittelmeer gemeldet. Das aufgesammelte Material befindet sich im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (*SMNS*) und in der Sammlung Enzenross, Ravensburg (*ER*).

3. Erstmalig nachgewiesene Brachyura-Arten

3.1. *Micippa thalia* (Herbst 1803), Majidae (Abb. 1)

Material: 3 Ex. (2 ♂♂, 1 ♀) SMNS ZIa 9343/1–3, Karatas (Adana), östlich von der dem Hafen vorgelagerten großen Insel, 2 m Tiefe, Lebendfunde, 10. 04. 1994; – 1 Ex. (1 ♂) ER 11.418.A, Karatas (Adana), südlich der dem Hafen vorgelagerten großen Insel, Lebendfund, 26. 04. 1994. – Alle Funde stammen aus Penaeidae-Stellnetzen.

Bemerkungen: Die Carapaxbreite (*CB*) der männlichen Tiere beträgt 21/20/19 mm, die Carapaxlänge (*CL*) 27/25/23 mm. Weibchen CB 22 mm, CL 25 mm. Alle Exemplare waren stark mit Algen bewachsen. Die typischen Artmerkmale, abgesenkte Stirn, zwei gekrümmte und divergierende Rostralhörner und die am oberen Orbitalrand vorspringenden Zapfen, konnten erst nach dem Entfernen des Bewuchses sichtbar gemacht werden.

Verbreitung: Diese Art ist in allen wärmeren Regionen des Indopazifik (Ostasien, Indien, Rotes Meer, afrikanische Ostküste) verbreitet (Sakai 1976: 256 f).

3.2. *Macrophthalmus (M.) graeffei* A. Milne Edwards 1873, Ocypodidae (Abb. 2)

Material: 13 Ex. (12 ♂♂, 1 ♀) SMNS ZIa 9332/1–13, Karatas (Adana), westlich der Mündung des Akyatan-Gölü, 33 m Tiefe, Lebendfunde, 04. 04. 1994; – 2 Ex. (2 ♂♂) ER 11.417.A, Karatas (Adana), westlich Fener Burnu, 15 m Tiefe, Lebendfunde, 08. 04. 1994; – 2 Ex. (2 ♂♂) ER 11.413.A, Karatas (Adana), südöstlich der dem Hafen vorgelagerten großen Insel, 12–15 m Tiefe, Lebendfunde, 19. 04. 1994; – 10 Ex. (8 ♂♂, 2 ♀♀), SMNS ZIa 9331/1–9 & ER 11.414.A, Karatas (Adana), südöstlich der dem Hafen vorgelagerten großen Insel, 12–15 m Tiefe, Lebendfunde, 20. 04. 1994; – 5 Ex. (4 ♂♂, 1 ♀) ER 11.415.A, Karatas (Adana), westlich der Mündung des Akyatan-Gölü auf der Höhe Tuzla, 23 m Tiefe, Lebendfunde, 21. 04. 1994. – Alle Funde stammen aus Penaeidae-Stellnetzen über Schlickböden.

Bemerkungen: Männchen CB 20–27 mm, CL 11–15 mm. Weibchen CB 24–27 mm, CL 11–14 mm.

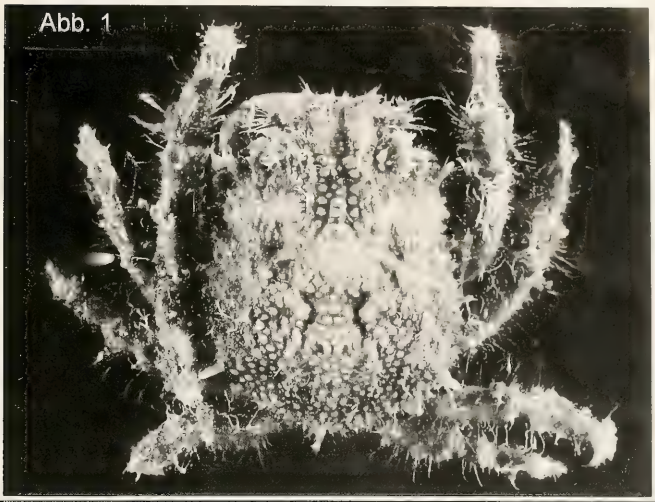


Abb. 1–3. Erstmalig an der türkischen Mittelmeerküste nachgewiesene Brachyura-Arten. – 1. *Micippa thalia*, ♂ (CB 21 mm, CL 27 mm) aus Karatas (Adana); – 2. *Macrophthalmus* (*M.*) *graeffei*, ♂ (CB 25 mm, CL 14 mm) aus Karatas (Adana); – 3. *Daira perlata*, ♂ (CB 35 mm, CL 25 mm) aus Tuzla. – Fotos: R. Harling (SMNS).

Diese Art ist möglicherweise deshalb wenig bekannt, da sie im Gegensatz zu allen anderen Arten der Gattung in Tiefen von 6–80 m lebt (Lewinson 1977: 74 f). Typisches Merkmal dieser Art sind die nur mit einem Teil der Cornea über die Anterolateralecken hinausreichenden Augen (pers. Mitt. von Herrn Prof. Dr. L. B Holthuis, Leiden).

Verbreitung: Indo-Westpazifische Region und Rotes Meer. Weitere Literatur bei Barnes (1977).

3.3. *Daira perlata* (Herbst 1790), Xanthidae (Abb. 3)

Material: 1 Ex. (♂) SMNS ZI 9344, Tuzla, im Spülsaum, Sandstrand, Totfund (leicht beschädigt, es fehlen links 3. Pereiopod, rechts 2.–5. Pereiopoden), 24. 04. 1988.

Bemerkungen: CB 35 mm, CL 25 mm. Da es sich hierbei um einen Einzel- und Totfund handelt, bleibt die Frage, ob *Daira perlata* an der türkischen Mittelmeerküste ansässig ist, unbeantwortet.

Verbreitung: Im gesamten Indopazifik (Guinot 1967).

4. Dank

Bei der Beschaffung von Literatur sowie bei der Determination waren behilflich: Herr Prof. Dr. L. B. Holthuis (Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden), Frau Prof. Dr. D. Guinot (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), Herr Prof. Dr. H.-E. Gruner (Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin).

5. Literatur

Barnes, R. S. K. (1977): Concluding contribution towards a revision of, and a key to, the genus *Macrophthalmus* (Crustacea: Brachyura). – J. Zool. **182**: 267–280; London.

Enzenross, L. & R. und Niederhöfer H.-J. (1990): Wissenschaftlich interessante Funde aus der Sammlung Enzenross (marine Invertebraten). – Jh. Ges. Naturk. Württemberg **145**: 283–294; Stuttgart.

Guinot, D. (1967): Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyourés. III. A propos des affinités des genres *Dairoides* Strebbing et *Daira* de Haan. – Bull. Mus. natn. Hist. nat. (2e Sér.) **39**/3: 540–563; Paris.

Lewinson, Ch. (1977): Die Ocypodidae des Roten Meeres (Crustacea Decapoda, Brachyura). – Zool. Verh. **152**: 45–84; Leiden.

Sakai, T. (1976): Crabs of Japan and the adjacent seas. – 773 S., 251 Farbtafeln; Tokyo (Kondansha).

Anschrift der Verfasser:

Rudi und Luzinda Enzenross, Karmeliterstr. 20, D-88213 Ravensburg.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

H
32
H

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 522	24 S.	Stuttgart, 1. 6. 1995

Pseudoscorpions from Middle Asia, Part 4 (Arachnida: Pseudoscorpiones)

By Selvin Dashdamirov, Baku & Wolfgang Schawaller, Stuttgart

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

With 91 figures

Summary

This fourth contribution to the pseudoscorpion fauna of Middle Asia treats the families Chernetidae and Cheliferidae (17 species). **New species**: *Allochernes(?) bactrinus* n. sp. (Tadjikistan) and *Dactylochelifer minor* n. sp. (Kazakhstan). **New synonymies** and **combinations**: *Centrochelifer afghanicus* Beier 1959 = *Centrochelifer allocancroides* (Redikorzev 1949) n. comb.; *Dactylochelifer changaiensis* Krumpal & Kiefer 1982 = *Dactylochelifer brachialis* Beier 1952; *Dactylochelifer afghanicus* Beier 1959 and *Dactylochelifer cendsureni* Krumpal & Kiefer = *Dactylochelifer popovi* Redikorzev 1949; *Rhacochelifer mongolicus* Beier 1969 = *Rhacochelifer melanopygus* (Redikorzev 1949) n. comb.

Zusammenfassung

Dieser vierte Beitrag zur Pseudoskorpion-Fauna Mittelasiens behandelt die Familien Chernetidae und Cheliferidae (17 Arten). Hinsichtlich neuer Arten, Synonyme und neuer Kombinationen siehe „Summary".

Резюме

Четвертое сообщение по ложноскорпионам фауны Средней Азии включает 19 видов из двух семейств (*Chernetidae* и *Cheliferidae*). Большая часть материала была собрана из горных районов исследуемого региона, в том числе, в наших сборах впервые представлены находки из трудно доступных районов Памира. Фаунистические данные сопровождаются систематическими, морфологическими, экологическими и зоогеографическими замечаниями. Ряд определений вызывают сомнения и для их уточнения необходимы родовые ревизии. Данные по новым видам, новым синонимам и комбинациям приведены в английском резюме.

1. Introduction

In our series on the pseudoscorpion fauna of Middle Asia we treat in the present paper the remaining families Chernetidae and Cheliferidae. Nearly all species are figured in detail. However, the identifications of some species are insecure or impos-

sible, because some genera urgently need revision, or further adult specimens are necessary. Including this contribution, 67 species of pseudoscorpions are now known from Middle Asia. In a later publication we intend to give a general discussion on the zoogeographical aspects, on vertical distribution and on other subjects.

The „*Allochernes*" complex in Middle Asia and the adjacent regions is heterogeneous and probably needs to be split up in some natural groups. The genus *Dactylochelifer* is represented in the area by several species. The taxonomic status of some *Dactylochelifer* species remains doubtful and a revision of the genus is necessary. We herein propose new taxonomic criteria for the *Dactylochelifer* species, based on the morphology of the genitalia of both males and females.

Material

The material for this study was collected in various parts of Middle Asia (see map fig. 91) in 1967–1992 by Aliev, Andreeva, Anufriev, Blagoveschenskaya, Chikatumov, Dashdamirov, Dolzhansky, Evdonin, Federov, Ibraev, Kalabin, Komarova, Kononenko, Lopatin, Lyakhov, Odinashoev, Ovtchinnikov, Raykhanov, Tarabaev, Zarko, Zolotukhin, Zonstein, Zorkin and Zyuzin. The treated material is deposited in the collections of the Biological Institute Novosibirsk (*BIN*), the Institute of Zoology in Baku (*IZB*), the Muséum d'Histoire Naturelle in Genève (*MHNG*), the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (*SMNS*) and the Zoological Museum of the Moscow State University (*ZMMU*). Besides, some material from the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences in St. Petersburg (*ZIP*) has been revised. In the text each locality is followed by the respective number put in square brackets and referring to the numbers in the map (fig. 91).

Acknowledgments

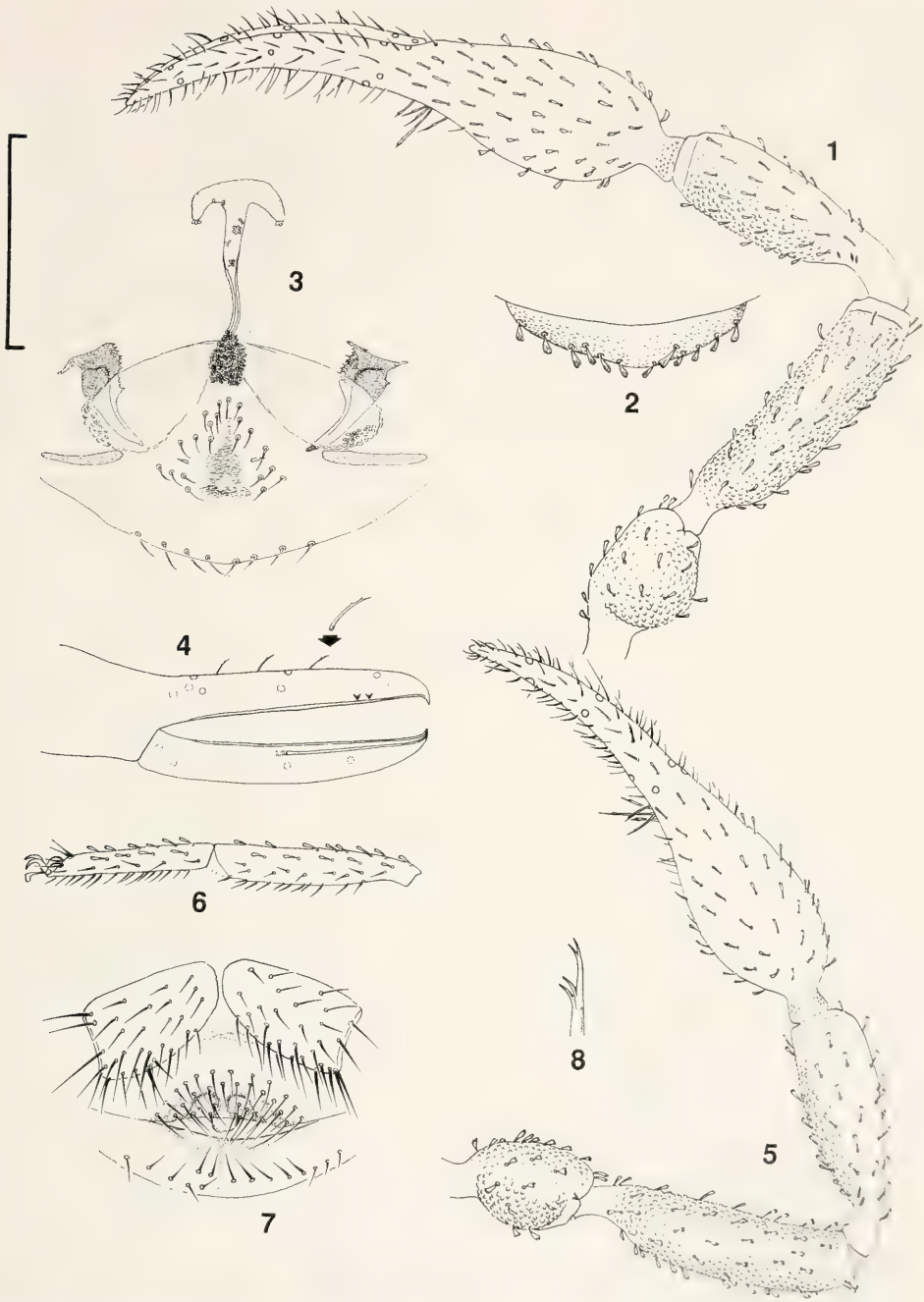
We thank all friends and colleagues who made their collections available, particularly Dr. K. Eskov (Moscow), Dr. D. Logunov (Novosibirsk), Dr. K. Mikhailov (Moscow), Dr. V. Ovtcharenko (St. Petersburg) and Dr. A. Zyuzin (Alma-Ata). We are also indebted to Dr. Y. Tarbinsky and Dr. S. Zonstein (Bishkek) for the organization of an expedition to Middle Asia for one of us (S.D.) in spring 1990. Dr. S. Golovatch (Moscow) provided linguistic help.

2. The species

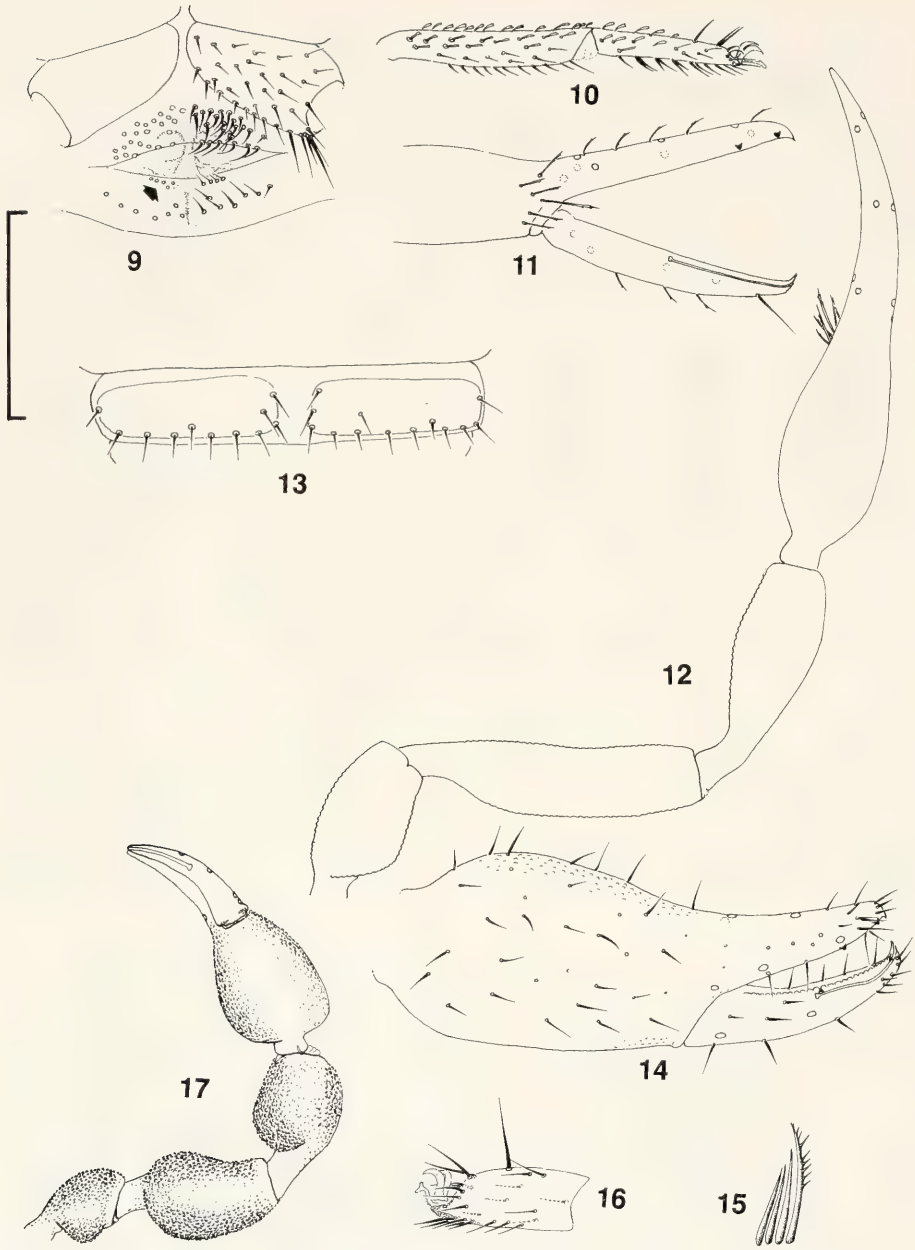
2.1. *Allochernes(?) turanicus* (Redikorzev 1934) (figs. 1–8)

Material: Kazakhstan, Mangistau Area, Ustyurt, Kenderli [1], 27. V. 1989 leg. Raykhanov, Ibraev & Zyuzin, 1 ♀ (IZB 277). – Uzbekistan, Djizak Distr., Khayatsay, Nuratinsky State Reserve [6], 1400 m, under stones, 9. IV. 1990 leg. Dashdamirov & Aliev, 1 ♂ (IZB 278), 1 ♂ (SMNS 3250).

Description: Carapace with 6 setae on the anterior margin, 0.99 (♀), 1.06–1.12 (♂♂) times longer than broad. Tergal chaetotaxy: ♀, 13–15–15–15–17–18–18–16–17–16–12; ♂♂, (12–13)–(14–15)–13–(15–17)–(16–17)–(15–17)–(17–18)–16–(14–17)–(13–14)–(10–11). Palm of chelicera with 5 setae, *sb* and *b* denticulate. Pedipalps: trochanter 1.83–1.92 (♂♂), 1.95 (♀); femur 4.00–4.19 (♂♂), 4.24 (♀); tibia 3.28–3.41 (♂♂), 3.13 (♀); chela with pedicel 4.40–4.67 (♂♂), 5.59 (♀); chela without pedicel 4.08–4.33 (♂♂), 5.23 (♀); hand with pedicel 2.32–2.38 (♂♂), 2.73 (♀); hand without pedicel 1.96–2.04 (♂♂), 2.36 (♀) times as long as broad. Fixed finger of chela with 42 marginal teeth, plus 6 external and 2 internal accessory teeth. Movable finger with 53 marginal teeth, accessory teeth absent. Chelal hand on medial side near base of the fingers with 5 strong, terminally dentate setae. Venom apparatus present in movable finger; nodus ramosus near *st*. Coxa and trochanter of



Figs. 1–8. *Allochernes(?) turanicus*. – 1. Pedipalp, dorsal view, IZB 277, ♀, from Kenderli; – 2. Posterior tergite, IZB 277, ♀, from Kenderli; – 3. Spermatheca, IZB 277, ♀, from Kenderli; – 4. Chela, lateral view, IZB 277, ♀, from Kenderli; – 5. Pedipalp, dorsal view, IZB 278, ♂, from Nuratau; – 6. Tarsus IV and tibia IV, IZB 278, ♂, from Nuratau; – 7. Genital opercula, IZB 278, ♂, from Nuratau; – 8. Galea, IZB 277, ♀, from Kenderli. – Scale line: 0.5 mm (1–2, 4–6), 0.35 mm (7), 0.2 mm (3).



Figs. 9–13. *Allochernes(?) bactrinus* n. sp., holotype, IZB 279, ♂, from Sibeston. – 9. Genital opercula; – 10. Tarsus IV and tibia IV; – 11. Chela, lateral view; – 12. Pedipalp, dorsal view; – 13. Sternite VIII. – Scale line: 0.5 mm (10–12), 0.35 mm (9, 13).

Figs. 14–16. *Dendrochernes cyrneus*, IZB 280, Deutonymph, from Chon-Uryukty. – 14. Chela, lateral view; – 15. Flagellum; – 16. Tarsus IV. – Scale line: 0.35 mm (14, 16).

Fig. 17. *Dinocheirus bulbipalpis*, IZB 197, ♂, from Kamchik-Say; pedipalp, ventral view. – Scale line: 0.8 mm.

leg IV with rows of long and acuminate setae on the posterior margin. Leg IV without tactile seta on tarsus. Male genital opercula as in fig. 7. Female spermatheca as in fig. 3.

Measurements ♂♂ (♀) (in mm): Carapace 0.67–0.697/0.62–0.63 (0.71/0.72). Pedipalps: trochanter 0.36–0.39/0.197–0.203 (0.43/0.22); femur 0.64–0.67/0.16 (0.72/0.17); tibia 0.58–0.59/0.17–0.18 (0.61/0.195); chela with pedicel 1.10–1.12/0.24–0.25 (1.23/0.28); chela without pedicel 1.02–1.04 (1.15); hand with pedicel 0.57–0.58 (0.60); hand without pedicel 0.49 (0.52); finger 0.59–0.598 (0.68).

Remarks: The proportions of the pedipalps and the chaetotaxy of the abdomen in the above listed specimens are the same as in other *Allochernes* species. Other characters, however, do not fit in the scope of this genus. This holds true for the presence of strong, dentate setae on the medial side of the palpal chela, the presence of 2 accessory teeth on the internal side of the fixed palpal finger, the chaetotaxy of the genital opercula in males, the shape of the female spermatheca and the presence of a long seta on the posterior margin of the coxa IV. Very probably, the „*Allochernes*" species complex has to be split up into some natural groups. In this case, *turanicus* seems to be the representative of a new, yet undescribed genus.

2.2. *Allochernes(?) bactrinus* **n. sp.** (figs. 9–13)

Holotype ♂: Tadjikistan, Dangara Distr., Sibeston [15], Kolkot, near Nurek reservoir, 1450 m, under stones, 2. V. 1990 leg. DASHDAMIROV (IZB 279).

Description: Carapace regularly granulate, with 7 setae on the anterior margin and 17 setae on the posterior margin (totally about 120 clavate and dentate setae), 1.03 times as long as broad; two furrows present, the posterior furrow of the carapace is closer to the posterior margin than to the anterior furrow. Chelicera dorsally with 5 setae on the basal part, *b* and *sb* denticulate; movable finger with 1 seta. Flagellum with 3 blades. Serrula exterior with 17 lamellae. Tergal chaetotaxy: 14–16–16–21–21–18–17–22–17–16–13. Sternal chaetotaxy: x–x–14–27–28–28–21–24–17–14. Last tergite and sternite without tactile seta. Genital opercula as shown in fig. 9. Pedipalps regularly granulate. Pedipalps: trochanter 1.86; femur 4.0; tibia 3.31; chela with pedicel 5.04; chela without pedicel 4.74; hand with pedicel 2.52; hand without pedicel 2.17 times as long as broad. Chelal hand medially with 5 strong, terminally dentate setae near the base of the fingers. Trichobothriotaxy see fig. 11. Fixed finger of the palp with 50 marginal teeth, plus 5 external and 2 internal accessory teeth; movable finger with 56 marginal teeth and without accessory teeth. Venom apparatus present in the moveable finger; nodus ramosus near *st*. Leg IV (fig. 10): tibia 6.0; tarsus with 1 distal pseudotactile seta (TS = 0.47), 5.14 times as long as broad. Subterminal seta simple. Setae on the posterior margin of coxa IV and trochanter IV shorter than in *turanicus*.

Measurements (in mm): Carapace 0.69/0.67. Pedipalps: trochanter 0.39/0.21; femur 0.68/0.17; tibia 0.595/0.18; chela with pedicel 1.16/0.23; chela without pedicel 1.09; hand with pedicel 0.58; hand without pedicel 0.50; finger 0.58. Leg IV: tibia 0.48/0.08; tarsus 0.36/0.07.

Relationship: *Allochernes(?) bactrinus* n. sp. is quite similar to *turanicus* in the size of the pedipalps and in the chaetotaxy of the tergites and sternites, but can be distinguished from that species by the presence of a pseudotactile seta on the tarsus IV, by a more slender palpal chela, by the position of the internal accessory teeth on the

fixed palpal finger and by the chaetotaxy of the genital opercula (figs. 7, 9). The generic problem is the same as in *turanicus*.

2.3. *Dendrochernes cyrneus* (L. Koch 1873) (figs. 14–16)

Material: Kirghizia, Kungey-Alatau Mt. Ridge, Chon-Uryukty [39], near Issyk-Kul Lake, 1800 m, under bark of *Picea schrenkiana*, 27. V. 1990 leg. Dashdamirov, 1 D (IZB 280 slide).

Remarks: Although only a deutonymph is in our hands, the identification seems to be sure.

Distrubtion: The species has a transpalaearctic distribution and reaches the Himalayas in the south. It was already published from Middle Asia (Kazakhstan) by Redikorzev (1949).

2.4. *Dinocheirus bulbipalpis* (Redikorzev 1949) (figs. 17, 20–21)

Material: Uzbekistan, 10 km SSW Tashkent [27], under bark of *Salix*, 7. IV. 1990 leg. Dashdamirov, 1 ♂ (IZB 274). – Kuraminsky Mt. Ridge, Kamchik-Say [30], 12. IV. 1985 leg. Ovtchinnikov, 1 ♂ (IZB 197). – Kirghizia, Fergansky Mt. Ridge, Yarodar near Arslanbob [34], under bark of *Juglans regia*, 1400–1500 m, 8. V. 1990 leg. Dashdamirov, 3 ♂♂, 1 ♀, 1 T (IZB 275), 1 ♂ (SMNS 3251). – Tadjikistan, Pyotr Pervyi Mt. Ridge, Sabzikharv River [17], 3. VI. 1968 leg. Chikatunov, 1 ♀ (ZMMU).

Description: Carapace 1.21 times as long as broad; tergal chaetotaxy: 18–19–18–23–24–25–24–25–25–22–15 (including 2 tactile setae). Pedipalps: trochanter 1.52; femur 2.00; tibia 1.73; chela with pedicel 2.85; chela without pedicel 2.68; hand with pedicel 1.50; hand without pedicel 1.24 times as long as broad; fixed finger of chela externally with 3–4, moveable finger with 3 accessory teeth; nodus ramosus exactly between *st* and *t*; trichobotrial pattern as shown in figs. 17, 20. Leg IV: tibia 3.82; tarsus 4 times as long as broad, with 1 pseudotactile seta (TS = 0.43).

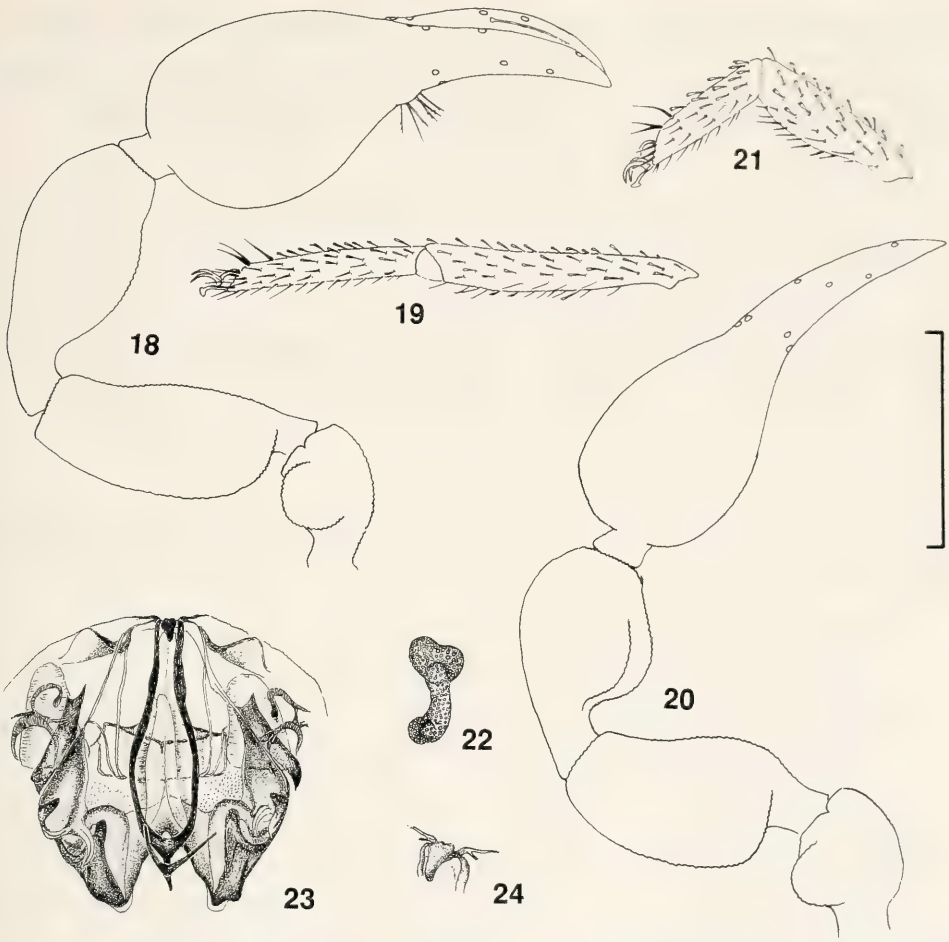
Measurements (in mm): Carapace 0.75/0.62. Pedipalps: trochanter 0.35/0.23; femur 0.58/0.29; tibia 0.52/0.30; chela with pedicel 0.97/0.34; chela without pedicel 0.91; hand with pedicel 0.51; hand without pedicel 0.42; finger 0.51. Leg IV: tibia 0.42/0.11; tarsus 0.32/0.08.

Remarks: In the redescription of the genus *Dinocheirus*, Mahnert (1978) noticed, that the nodus ramosus of the moveable palpal finger is closer to *st* than to *t*. However, in the new material listed above, the nodus ramosus is either closer to *t* or exactly between *st* and *t*. Probably this character is more variable and not diagnostic for the genus. All other characters of the Middle Asian material fit to *Dinocheirus*.

2.5. *Dinocheirus transcaspius* (Redikorzev 1922) (figs. 18–19)

Material: Kazakhstan, Alma-Ata Area, Chiliksky Distr., Syugatin Valley [41], 5 km near Charyn Canyon, semidesert, 2. X. 1989 leg. Tarabaev, Fedorov, Ibraev & Zyuzin, 1 ♀ (IZB 273).

Description: Carapace 1.21 times as long as broad, with short and denticulate setae. Flagellum of 3 blades. Serrula with 17 lamellae. Seta *sb* on the cheliceral hand denticulate. Tergal chaetotaxy: 13–12–12–15–16–18–15–15–15–14–13. Pedipalps: trochanter 1.82; femur 2.58; tibia 2.46; chela with pedicel 2.97; chela without pedicel 2.72; hand with pedicel 1.64; hand without pedicel 1.36 times as long as broad. Venom apparatus present in the moveable finger and nodus ramosus near *st*. Fixed finger with 5 external and 3 internal accessory teeth; moveable finger with 3 external



Figs. 18–19. *Dinocheirus transcaspius*, IZB 273, ♀, from Syugatin Valley. – 18. Pedipalp, dorsal view; – 19. Tarsus IV and tibia IV. – Scale line: 0.5 mm.

Figs. 20–21. *Dinocheirus bulbipalpis*, IZB 274, ♂, from Tashkent. – 20. Pedipalp, dorsal view; – 21. Tarsus IV und tibia IV. – Scale line: 0.5 mm.

Figs. 22–24. *Gobichelifer chelanops*, IZB 289, from Mullo-Kuni. – 22. Cribriform plate, ♀; – 23. Genitalia, dorsal view, ♂; – 24. Tip of lateral rods, ♂. – Scale line: 0.5 mm (23), 0.2 mm (22).

and 3 internal accessory teeth. Leg IV: tibia 7.13; tarsus 6.57 times as long as broad. Tarsus IV with 1 pseudotactile seta (TS = 0.38); subterminal tarsal seta simple.

Measurements (in mm): Carapace 0.69/0.57. Pedipalps: trochanter 0.40/0.22; femur 0.67/0.26; tibia 0.64/0.26; chela with pedicel 1.07/0.36; chela without pedicel 0.98; hand with pedicel 0.59; hand without pedicel 0.49; finger 0.57. Leg IV: tibia 0.57/0.08; tarsus 0.46/0.07.

Remarks: The female from the Syugatin Valley morphologically corresponds to the original description, only the palpal size (especially of the femur) and the structure of the lamella exterior differ somewhat, which might be caused by a larger varia-

bility of these characters. Besides, REDIKORZEV (1922) figured the seta *sb* of the chelicera simple, in the new record this seta is denticulate.

Distribution: The species was described form Turkmenia and was later recorded also from Afghanistan, Kazakhstan, Kirghizia, Uzbekistan and Tadjikistan.

2.6. *Megachernes pavlovskyi* Redikorzev 1949

Material: Turkmenia, Kugitang-Tau Mt. Ridge, Tash-Yurak Cave [5], in guano, 25. II. 1981 leg. DOLZHANSKY, 1 ♀ (IZB 187). – Same locality, 1983 leg. DOLZHANSKY, 1 ♂, 2 ♀♀, 1 T (IZB 276), 2 ♀♀ (SMNS 3252).

Distribution: The species has been described from Turkmenia (Gaudan) and was later recorded also from the Caucasus (SCHAWALLER & DASHDAMIROV 1988), Afghanistan (BEIER 1959) and from Kirghizia and Tadjikistan (SCHAWALLER 1986), thus it might have a larger distribution in Central Asia.

2.7. *Centrochelifer allocancroides* (Redikorzev 1949) **n. comb.** (figs. 44–51)

Centrochelifer afghanicus Beier 1959 **n. syn.**

Material: Uzbekistan, Surkhandarya Distr., Babatag Mt. Ridge [8], Kokbel Pass, 1430 m, under bark of *Pistacia vera*, 5. V. 1990 leg. DASHDAMIROV, 4 ♂♂, 1 ♀, 1 T (IZB 253), 2 ♂♂ (SMNS 3253). – Tadjikistan, Dangara Distr., Sibeston [15], Kolkot, near Nurek Reservoir, 1400 m, under bark of *Morus alba*, 2. V. 1990 leg. DASHDAMIROV, 1 ♂, 3 ♀♀ (IZB 252), 1 ♀ (SMNS 3254). – Karatau Mt. Ridge [14], 30 km NE Kuibyshevsky, 850–1300 m, under bark of *Pistacia vera*, 25. IV. 1990 leg. DASHDAMIROV, 6 ♂♂, 3 ♀♀ (IZB 254), 2 ♂♂, 1 ♀ (SMNS 3255).

Remarks: The study of the new material has revealed the identity with the species previously known as *Hysterochelifer allocancroides* Redikorzev 1949, described from Uzbekistan. However, the presence of an anteriolateral process on the coxa IV in males, the characteristic chaetotaxy of the tarsus I, the trichobothriotaxy as well as the presence of keels on carapace and tergites indicate the membership within *Centrochelifer*. The original description of *Centrochelifer afghanicus* Beier 1959 (type species of *Centrochelifer*) shows no significant differences, only a certain variability occurs in size (in *afghanicus* carapace 0.80/0.69, femur 0.87/0.19, tibia 0.80/0.22, hand 0.76/0.30 and finger 0.62 mm; in *allocancroides* carapace 0.72/0.53, femur 0.76–0.84/0.18–0.20, tibia 0.69–0.77/0.20–0.21, hand 0.65–0.80/0.31–0.32 and finger 0.57 mm). We therefore consider *afghanicus* Beier 1959 a junior synonym of *allocancroides* Redikorzev 1949.

Description of ♂: Carapace and tergites with thorn-like posteriolateral keels. Pedipalps: femur 4.22; tibia 3.29; chela with pedicel 3.90; hand with pedicel 2.10 times as long as broad. Structures of the male gentialia as in figs. 45–46: lateral rods fused anteriorly only in one dorsal point, dorsal apodeme large. Female genitalia as in fig. 44, median cribriform plate paired. Leg I: tibia 2.76; tarsus 3.54 times as long as broad; tarsus curved in dorsal view and with two groups of setae on ventral surface (each group consist of 6–7 setae); subterminal seta dentate; claws simple. Leg IV: coxa (fig. 48) with anteriolateral thorn, coxal sac occupying one third of coxal length.

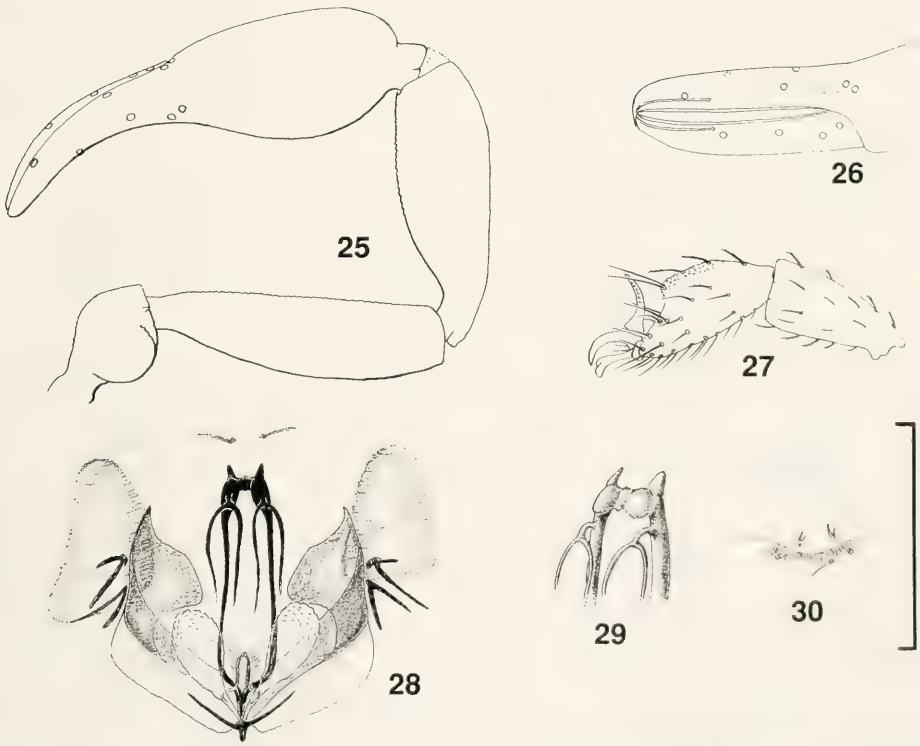
Measurements (in mm): Pedipalps: femur 0.76/0.18; tibia 0.69/0.21; chela with pedicel 1.21/0.31; hand with pedicel 0.65; finger 0.57.

2.8. *Dactylochelifer brachialis* Beier 1952 (figs. 52–55)

Dactylochelifer changaiensis Krumpal & Kiefer 1982 **n. syn.**

Material: Turkmenia, Kopet-Dagh Mts., Dushak [3], *Juniperus* forest, 10. V. 1987 leg. Kalabin, 1 ♀ (BIN). – Uzbekistan, Djizak Distr., Nuratau Mt. Ridge [6], Nuratinsky Reserve, canyon Khayatsay, 1200 m, forest with *Juglans regia, Amygdalus, Persica, Salix, Malus*, in litter 9. IV. 1990 leg. Dashdamirov, 3 ♂♂, 3 ♀♀ (IZB 257), 1 ♂, 2 ♀♀ (SMNS 3256). – Tadjikistan, Yazgulem [20], near Motravy, 1800–2000 m, 5. VI. 1970 leg. Andreeva, 1 ♂ (IZB 304), 1 ♂, 1 ♀ (ZMMU). – Pamir Mts., Kudara Pass [21], *Betula*, 22. VII. 1976 leg. Kononenko, 1 ♂ (ZMMU). – Pamir Mts., Shungansky Mt. Ridge, near Khorog Botanical Garden [22], 3800–4100 m, 12. VII. 1970 leg. Andreeva, 1 ♀ (ZMMU). – Pamir Mts., near Khorog Botanical Garden [22], 18. VII. 1971 leg. Evdonin, 1 ♂, 1 ♀ (ZMMU). – Pamir Mts., Durum Dara [not located], 2500–3000 m, 10. VIII. 1970 leg. Blagoveschenskaya, 1 ♀, 1 T (ZMMU). – Pamir Mts., Khuf Valley near Khuf [47], 3000 m, 28. VI. 1971 leg. Andreeva, 2 ♀♀ (ZMMU). – Pamir Mts., Vanch River near Chikhoh [19], 3100 m, 3. VI. 1970 leg. Andreeva, 1 ♂ (ZMMU).

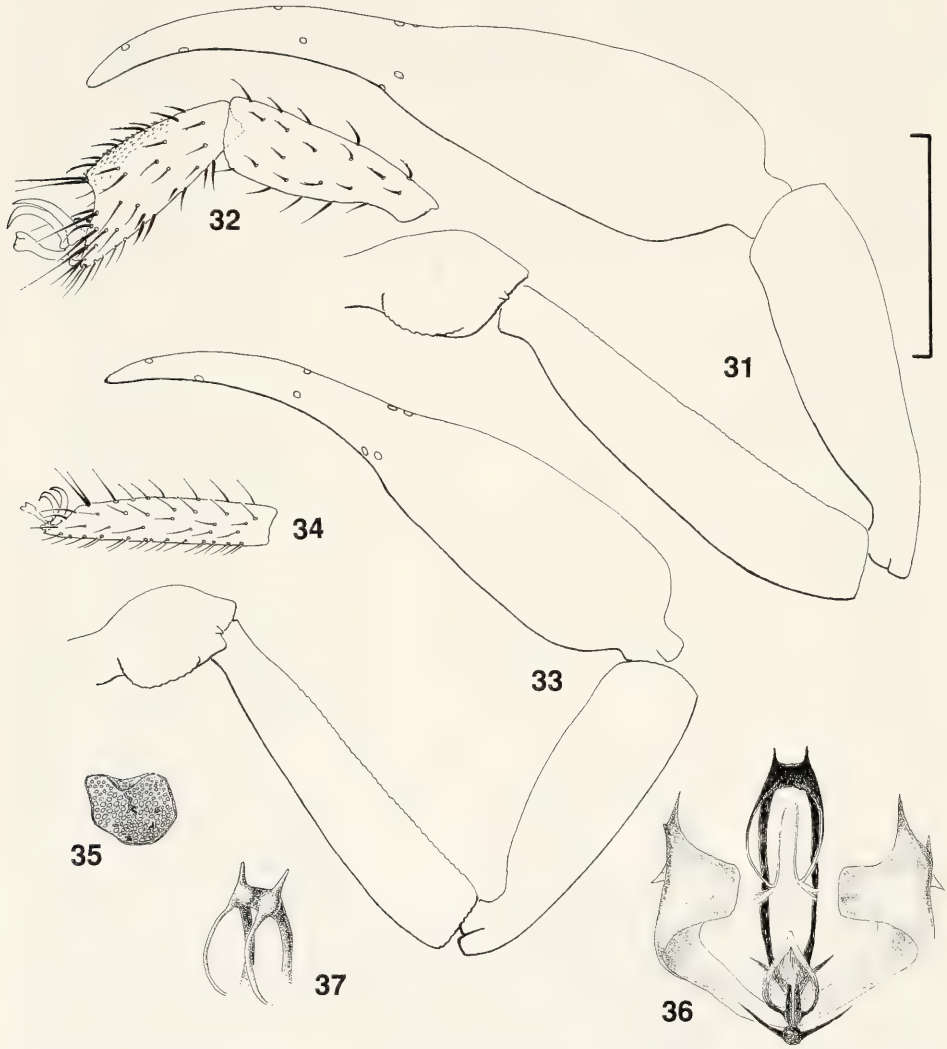
Remarks: *Dactylochelifer changaiensis* was described by Krumpal & Kiefer (1982) from northwestern Mongolia, and separated from *brachialis* by the shape of the male tarsus I, the tergal chaetotaxy and the size of the palpal fingers. In our view, these differences are not specific and fit fully in the variation range of *brachialis*. Fur-



Figs. 25–30. *Dactylochelifer minor* n. sp., holotype, ZMMU, ♂, from Sulysor. – 25. Pedipalp, dorsal view; – 26. Chela, lateral view; – 27. Tarsus I and tibia I; – 28. Genitalia, dorsal view; – 29. Tip of lateral rods; – 30. Median part of posterior genital sternite. – Scale line: 0.5 mm (25–26), 0.35 mm (27), 0.2 mm (28).

thermore, the structures of the genitalia of both males and females of *changaiensis*, figured in KRUMPAL & KIEFER (1982: tab. 5, figs. 7–9) show no differences to the structure in *brachialis* (figs. 54–55). Therefore we consider *changaiensis* a junior synonym of *brachialis*.

Distribution: The species is distributed from Iran in the west to Mongolia in the east, the vertical distribution ranges from 200 m to 4300 m.



Figs. 31–37. *Dactylochelifer spasskyi*, IZB 295, from Mal-Kalkaman Lake. – 31. Pedipalp, dorsal view, ♀; – 32. Tarsus I and tibia I, ♂; – 33. Pedipalp, dorsal view, ♂; – 34. Tarsus IV, ♀; – 35. Cribriform plate, ♀; – 36. Genitalia, dorsal view, ♂; – 37. Tip of lateral rods, ♂. – Scale line: 0.5 mm (31, 33–34), 0.35 mm (32), 0.2 mm (35–36).

2.9. *Dactylochelifer gobiensis* Beier 1969 (figs. 79–86)

Material: Kirghizia, Kaindy Mt. Ridge, Sary-Djaz [40], Dzhilybulag Pass, 19. VII. 1986 leg. OVTCHINNIKOV, 1 ♀ (IZB 206). – Issyk-Kul Lake, Chon-Uryukty [39], 1600 m, under bark, 19. V. 1990 leg. DASHDAMIROV, 1 ♂, 6 ♀♀ (IZB 272), 1 ♂, 2 ♀♀ (SMNS 3257). – Tadjikistan, E Pamir Mts., Chechekty [23], VIII.–IX. 1971 leg. ODINASHOEV, 1 ♂, 1 ♀ (ZMMU).

Description ♂♂ (♀♀): Carapace 1.13 (1.11) times as long as broad. Pedipalps: trochanter 1.65 (1.71); femur 3.94 (4.05); tibia 2.90 (2.17); chela with pedicel 3.73 (4.07); chela without pedicel 3.47 (3.79); hand with pedicel 2.03 (2.28); hand without pedicel 1.83 (2.00) times as long as broad. Male and female genitalia as illustrated (figs. 81, 85–86). Galea of male slender and weakly branched subterminally, that of female with 6 short branches (figs. 83–84). Leg I: tibia 2.55; tarsus 2.80 times as long as broad.

Measurements ♂♂ (♀♀) (in mm): Carapace 0.69/0.61 (0.68/0.61). Pedipalps: trochanter 0.33/0.20 (0.36/0.21); femur 0.71/0.18 (0.73/0.18); tibia 0.61/0.21 (0.63/0.29); chela with pedicel 1.12/0.30 (1.18/0.29); chela without pedicel 1.04 (1.10); hand with pedicel 0.61 (0.66); hand without pedicel 0.55 (0.58); finger 0.52 (0.54). Leg I: tibia 0.28/0.11; tarsus 0.28/0.10.

Remarks: *Dactylochelifer gobiensis* is very similar to *redikorzevi* (Beier 1929), described from Turkestan, in the trichobothriotaxy on the palpal fingers (in particular the position of *it*), in the shape and size of the pedipalps and in the slender tarsus I of the males. The new specimens from Chechekty come very close to *redikorzevi* concerning the structures of the genitalia (especially of the females), but have a more slender tarsus I in males. The type material of *redikorzevi* should be restudied, probably *gobiensis* is a synonym of *redikorzevi*.

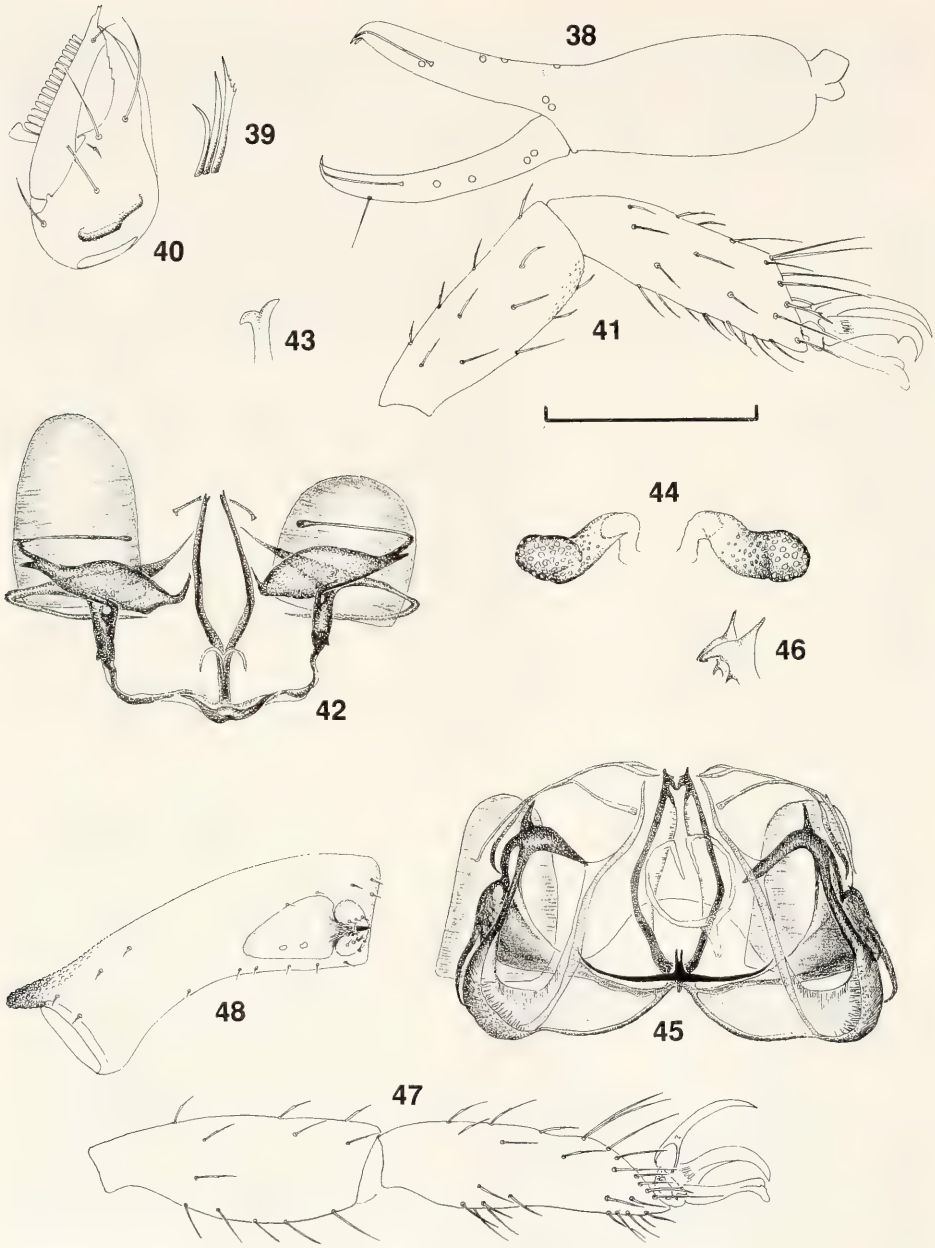
2.10. *Dactylochelifer intermedius* Redikorzev 1949 (figs. 56–60)

Material: Tadjikistan, Dushanbe [12], near the city under bark, 21. IV. 1990 leg. DASHDAMIROV, 5 ♂♂, 5 ♀♀ (IZB 269), 3 ♂♂, 1 ♀ (SMNS 3258), 1 ♂, 1 ♀ (MHNG). – Dushanbe [12], under plaster in a crack of an old building, 23. IV. 1990 leg. DASHDAMIROV, 2 ♂♂, 3 ♀♀ (IZB 270), 1 ♂, 1 ♀ (SMNS 3259).

Description ♂♂ (♀♀): Carapace 1.32 (1.27) times as long as broad. Chelicera with 5 setae on basal part; serrula exterior of 18 lamellae; one female (IZB 269) with tergal abnormalities as shown in fig. 58 (with fusion between tergites VIII–X). Genitalia as in figs. 57–60, dorsal apodeme of male small, reversible sacs large; female with an oblong median cribriform plate and 2 indented lateral cribriform plates (each with about 90 pores). Pedipalps: trochanter 1.63 (1.68); femur 3.73 (3.74); tibia 2.96 (3.24); chela with pedicel 3.76 (3.81); chela without pedicel 3.53 (3.56); hand with pedicel 1.94 (1.89) as long as broad. Leg I (fig. 56): tibia 3.18; tarsus 3.10 times as long as broad, internal claw with about 5 teeth.

Measurements ♂♂ (♀♀) (in mm): Carapace 0.87/0.66 (0.95/0.75). Pedipalps: trochanter 0.39/0.24 (0.42/0.25); femur 0.82/0.22 (0.86/0.23); tibia 0.74/0.25 (0.81/0.25); chela with pedicel 1.28/0.34 (1.37/0.36); chela without pedicel 1.20 (1.28); hand with pedicel 0.66 (0.68); finger 0.62 (0.69). Leg I: tibia 0.35/0.11; tarsus 0.31/0.10.

Remarks: *Dactylochelifer intermedius* belongs to the species group around *beieri* Redikorzev 1932 (described from Uzbekistan), *kaszabi* Beier 1970 (from Mongolia) and *monticola* Beier 1960 (from Afghanistan). *D. intermedius* seems very similar to



Figs. 38–43. *Rhacochelifer melanopygus*, IZB 251, ♂, from Gandzhino. – 38. Chela, lateral view; – 39. Flagellum; – 40. Chelicera, dorsal view; – 41. Tarsus I and tibia I; – 42. Genitalia, dorsal view; – 43. Tip of lateral rod. – Scale line: 0.55 mm (38), 0.2 mm (40–42).

Figs. 44–48. *Centrochelifer allocancroides*. – 44. Cribriform plates, ♀, IZB 252, from Kolkot; – 45. Genitalia, dorsal view, ♂, IZB 253, from Babatag; – 46. Tip of lateral rods, ♂, IZB 253, from Babatag; – 47. Tarsus I and tibia I, ♂, IZB 253, from Babatag; – 48. Coxa IV, ♂, IZB 252, from Kolkot. – Scale line: 0.2 mm (45, 47–48), 0.1 mm (44).

beieri, but differs in the proportions of the palpal hand (*beieri* hand 2.16–2.34, *intermedius* hand 1.88–1.94 times as long as broad), and in having longer palpal fingers. From *monticola* and *kaszabi, intermedius* differs mainly by a bigger size. Probably we face only the extremes in the variation range of a single biospecies, which has to be named *beieri* by priority.

Distribution: The species was described from Kirghizia and later recorded also from Turkmenia (SCHAWALLER 1989), herein we represent the first record from Tadjikistan.

2.11. *Dactylochelifer kussariensis* (Daday 1889) (figs. 71–72)

Material: Kazakhstan, Mangistaun Area, Ustyurt, Kenderli [1], 21. V. 1989 leg. RAYKHANOV, IBRAEV & ZYUZIN, 1 ♀ (IZB 285 and slide).

Description: Carapace with 4 setae on the anterior margin; setae of the carapace and tergites short and acuminate. Pedipalps: femur 3.63; tibia 3.00; chela with pedicel 3.79; chela without pedicel 3.71; hand with pedicel 2.06 times as long as broad; hand with pedicel 1.08 times as long as finger. Genital operculum of female with 18 setae, genitalia (fig. 71) with lentils-like median cribriform plate, oval lateral cribriform plates and two large membraneous sacs.

Measurements (in mm): Pedipalps: femur 0.69/0.19; tibia 0.66/0.22; chela with pedicel 1.23/0.31; chela without pedicel 1.15; hand with pedicel 0.64; finger 0.59.

Remarks: The singe female fits relatively well to the description and redescription (BEIER 1951).

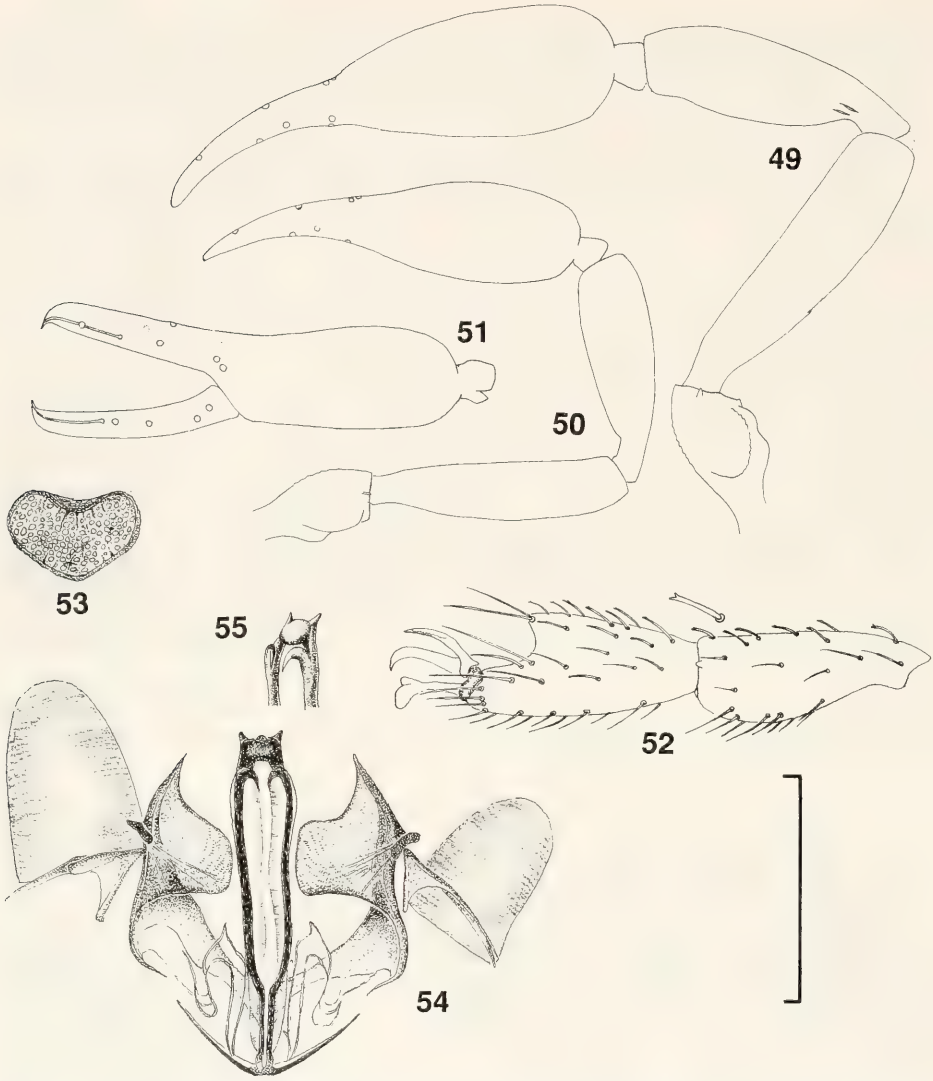
Distribution: The species is known from Asia Minor, Caucasus (locus typicus Kussary/Azerbaijan) and Afghanistan, this being the first record from Kazakhstan.

2.12. *Dactylochelifer minor* **n. sp.** (figs. 25–30)

Holotype ♂: Kazakhstan, Pavlodar Area, Bayanaul Distr., near Sulysor Lake [43], Ulkenaul, 9. V. 1990 leg. LYAKHOV (ZMMU).

Description: Carapace 1.17 times as long as broad, with 4 setae on the anterior margin and 6 setae on the posterior margin. Chelicera dosally with 5 setae, moveable finger with 1 seta. Tergal chaetotaxy: 9–12–12–13–16–17–16–15–14–14–8 (6+2 tactile setae); tergal setae short with terminal denticles and slightly clavate. Sternal chaetotaxy: x–x–(7+2)–8–10–11–10–11–12–12–10 (8+2 tactile setae). Genitalia as in figs. 28–29, lateral rod of male fused anteriorly and subterminally with equal deeply bifurcate branches, dorsal apodeme rather small, reversible sacs small. Pedipalps evenly granulate, with small and slightly denticulate setae; trochanter 1.63; femur 3.88; tibia 3.00; chela with pedicel 3.77; chela without pedicel 3.50; hand with pedicel 2.12; hand without pedicel 1.77 times as long as broad. Fixed finger with 42, moveable finger with 43 marginal teeth. Nodus ramosus of both fingers almost reaching level of *t*. Trichobotriotaxy as in fig. 26. Leg I (fig. 27): tibia 2.27; tarsus with fine granulation on dorsal side, 2 times as long as braod. Claws asymmetrical, external one with 6 tiny teeth on internal margin. Tarsus of leg IV without tactile seta; subterminal seta simple.

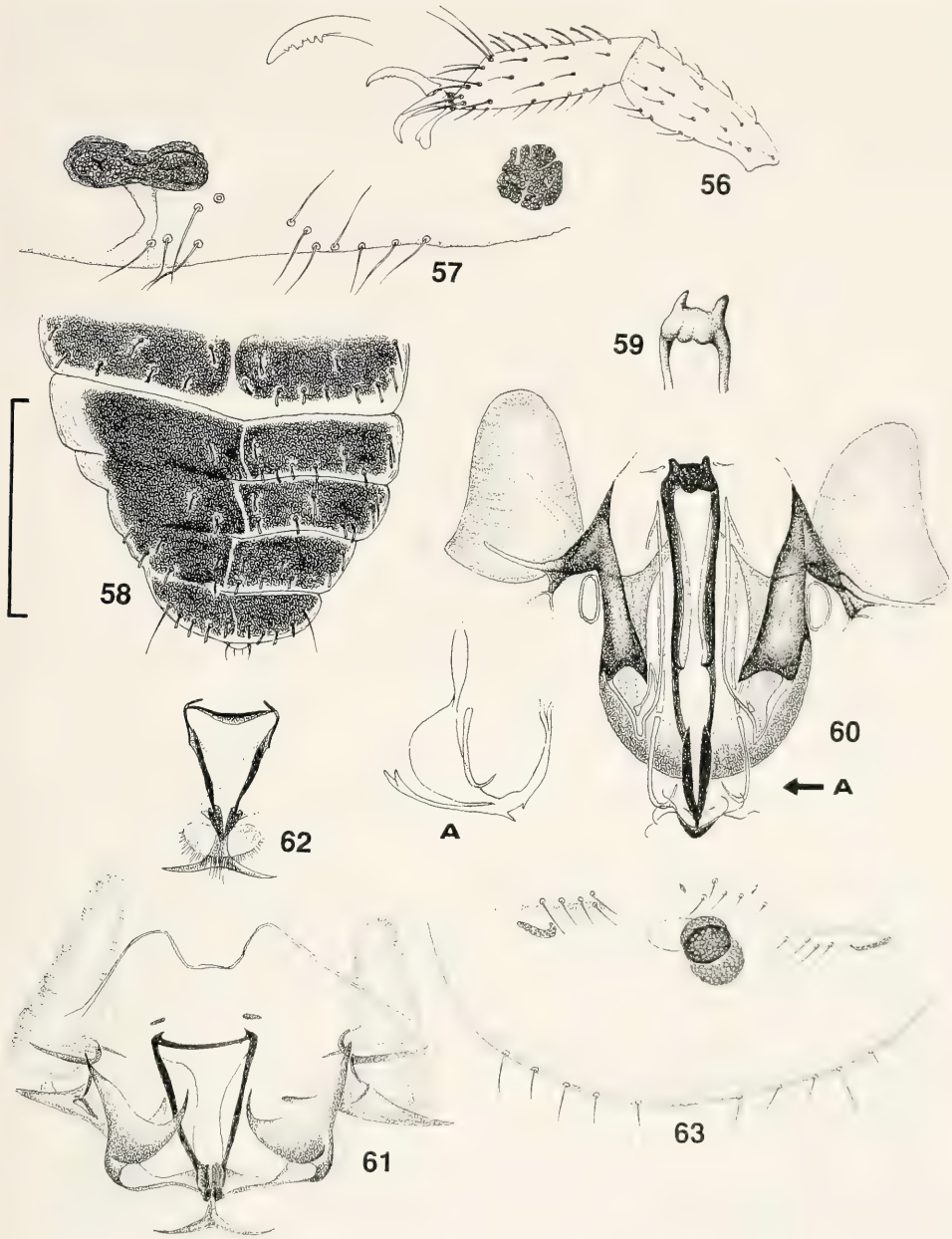
Measurements (in mm): Carapace 0.69/0.59. Pedipalps: trochanter 0.31/0.19; femur 0.62/0.16; tibia 0.60/0.20; chela with pedicel 0.98/0.26; chela without pedicel 0.91; hand with pedicel 0.55; hand without pedicel 0.46; finger 0.46. Leg I: tibia 0.25/0.11; tarsus 0.24/0.12.



Figs. 49–51. *Centrochelifer allocancroides*. – 49. Pedipalp, dorsal view, ♂, IZB 252, from Kolkot; – 50. Pedipalp, dorsal view, ♂, IZB 254, from Karatau; – 51. Chela, lateral view, ♀, IZB 254, from Karatau. – Scale line: 0.55 mm.

Figs. 52–55. *Dactylochelifer brachialis*, IZB 257, from Nuratau. – 52. Tarsus I and tibia I, ♂; – 53. Cribriform plate, ♀; – 54. Genitalia, dorsal view, ♂; – 55. Tip of lateral rods, ♂. – Scale line: 0.35 mm (52), 0.2 mm (53–54).

Relationship: The new species apparently belongs to the species group around *brachialis* Beier 1952, *gracilis* Beier 1951, *mongolica* Beier 1970 and *spasskyi* Redikorzev 1949. *Dactylochelifer minor* n. sp. differs from *brachialis* by smaller size, shape and proportions of the anterior tarsus in the male and structure in male genitalia, from *gracilis* by the plumper palpal femur and anterior male tarsus (in *gracilis* the femur is 4.10 times, the anterior tarsus 2.60 times longer than broad, in *minor*



Figs. 56–60. *Dactylochelifer intermedius*, IZB 269, from Dushanbe. – 56. Tarsus I and tibia I, ♂; – 57. Genitalia, ventral view, ♀ (median and lateral cribriform plates); – 58. Abnormal posterior tergites, ♀; – 59. Tip of lateral rods, ♂; – 60. Genitalia, dorsal view (A: lateral view of dorsal apodeme and lateral rods). – Scale line: 0.8 mm (58), 0.35 mm (56), 0.2 mm (57, 60).

Figs. 61–63. *Dactylochelifer popovi*. – 61. Genitalia, dorsal view, IZB 281, ♂, from Sibeston; – 62. Dorsal apodeme and lateral rods of genitalia, IZB 282, ♂, from Nuratau; – 63. Genitalia, ventral view (median and lateral cribriform plates), IZB 281, ♀, from Sibeston. – Scale line: 0.2 mm.

n. sp. 3.88 times and 2.00 times respectively) and by less numerous setae on the tergites, from *mongolica* by smaller size of the pedipalps and the plumper anterior male tarsus, from *spasskyi* by the shape of the anterior male tarsus and structures of the male genitalia. Females of the new species may give further informations about the specific differences.

2.13. *Dactylochelifer mrciaki* Krumpal 1984 (figs. 64–66, 78)

Material: Kazakhstan, Mangistaun Area, Eraliev Distr., sands of Karynzharyk [2], 11 km S Saksorkuyu, 14. V. 1989 leg. Raykhanov, Ibraev & Zyuzin, 1 ♂ (IZB 283 and slide). – Turkmenia, Repetek [4], under stones, 25. III. 1990 leg. Lyakhov, 1 ♂ (IZB 299), 1 ♂, 1 ♀ (ZMMU). – Tadjikistan, Vakhsh River, Kzyl-Kala [11], on bushes, 26. IX. 1974 leg. Kononenko, 1 ♂ (ZMMU).

Revalidation: Krumpal (1984) described this species, based on 2 males from Bukhara/Kyzyl-Kum in Uzbekistan; Schawaller (1989) synonymized it with *popovi* Redikorzev 1949. We have not been able to re-examine the type material (Slovakian National Museum Bratislava), but the new material shows that the synonymization by one of us was wrong. *Dactylochelifer mrciaki* is distinguishable from *popovi* by the chaetotaxy of the last tergite (in *mrciaki* with 14 setae and without longer tactile setae, in *popovi* with about 10 setae including 2 discal and 2 tactile setae), by the chaetotaxy of the last sternite (in *mrciaki* without tactile setae, in *popovi* with tactile setae), by the shape of the lateral rods in the male genitalia (in *mrciaki* lateral rods curved in the median part, in *popovi* more or less straight as in figs. 61–62) and by the form of the apodeme of the reversible sacs and the lateral apodeme in the genitalia of the male.

Description: Chelicera with 5 setae, *sb* terminally dentate. Tergal chaetotaxy: 9–8–9–12–15–15–16–15–15–15–14, last tergite without tactile setae. Sternal chaetotaxy: x–x–(4/3–2/4)–7–8–12–14–14–13–14–8, last sternite without tactile setae. Genital structures of males as in fig. 64; lateral rods curved in the median part; dorsal apodeme small; reversible sacs long and thin; apodeme of reversible sac and lateral apodeme well developed. Pedipalps: trochanter 1.80; femur 3.80; tibia 2.91; chela with pedicel 3.53; chela without pedicel 3.23; hand with pedicel 2.13; hand without pedicel 1.80 times as long as broad. Leg I: tibia 2.29; tarsus 3.56 times as long as broad; claws simple. Tarsus of leg IV without tactile seta, subterminal seta simple.

Measurements (in mm): Pedipalps: trochanter 0.36/0.20; femur 0.76/0.20; tibia 0.67/0.23; chela with pedicel 1.06/0.30; chela without pedicel 0.97; hand with pedicel 0.64; hand without pedicel 0.54; finger 0.43. Leg I: tibia 0.32/0.14; tarsus 0.32/0.09.

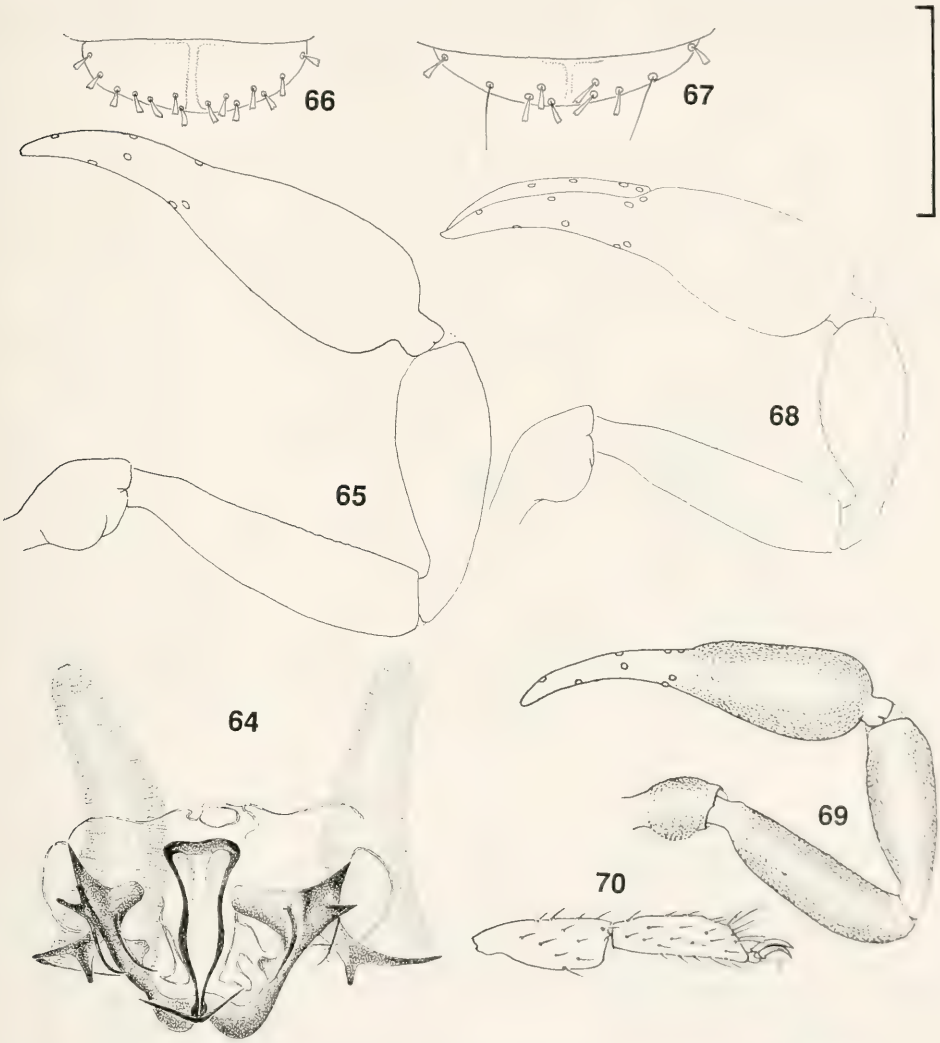
2.14. *Dactylochelifer popovi* Redikorzev 1949 (figs. 61–63, 67–70, 73–77)

Dactylochelifer afghanicus Beier 1959 **n. syn.**
Dactylochelifer cendsureni Krumpal & Kiefer 1982 **n. syn.**

Material: Kazakhstan, Chimkent Area, Suzaksky Distr., Zhunys [25], 23. IV. 1988 leg. Tarabaev, 2 ♂♂, 1 ♀ (IZB 179), 1 ♂ (SMNS 3260). – Djambul Area, Djambulsky Distr., Kulan [32], 23 km SWW Djambul, 11. IV. 1988 leg. Tarabaev, 1 ♂ (IZB 190). – Djambul Area, Talassky Distr., km 21 of the road Akkol-Ulanbel [33], 15. V. 1991 leg. Ibraev & Zyuzin, 1 ♂, 1 ♀ (IZB 287). – Uzbekistan, Bostandyksky Distr., Gazalkent [28], 11. V. 1990 leg. Anufriev, 1 ♂ (IZB 271). – Djizak Distr., Nuratau Mt. Ridge, Nuratinsky Reserve [6], Khayatsay, 1400 m, under stones, 9. IV. 1990 leg. Dashdamirov & Aliev, 2 ♂♂, 1 ♀ (IZB 282 and slide), 1 ♂, 1 ♀ (SMNS 3261). – Tadjikistan, Dangara Distr., Sibeston [15], Kolkot, near Nurek Reservoir, 1450 m, under

stones, 2. V. 1990 leg. DASHDAMIROV, 17 ♂♂, 6 ♀♀ (IZB 281 and slide), 3 ♂♂, 2 ♀♀ (SMNS 3262), 2 ♂♂, 1 ♀ (MHNG). – Same locality, 3. V. 1990 leg. DASHDAMIROV, 2 ♂♂, 1 ♀ (IZB 286), 1 ♂, 2 ♀♀ (SMNS 3263). – Same locality, 1400 m, under bark of *Morus alba*, 2. V. 1990 leg. DASHDAMIROV, 1 ♂, 1 ♀, 1 T (IZB 284).

Remarks: The descriptions of *afghanicus* Beier 1959 and *cendsureni* Krumpal & Kiefer 1982 show not a single significant difference to the description of *popovi* Redikorzev 1949, so we consider them as conspecific. The males of the 3 „species" are identical in size, *afghanicus* is slightly larger but fits well in the species range. The



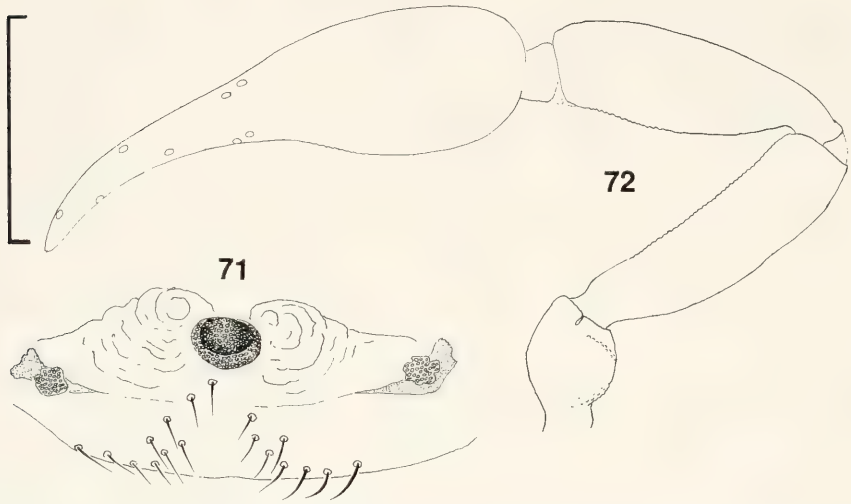
Figs. 64–66. *Dactylochelifer mrciaki*, IZB 283, ♂, from Karynzharyk. – 64. Genitalia, dorsal view; – 65. Pedipalp, dorsal view; – 66. Posterior tergite. – Scale line: 0.5 mm (65–66), 0.2 mm (64).

Figs. 67–70. *Dactylochelifer popovi*. – 67. Posterior tergite, IZB 281, ♂, from Sibeston; – 68. Pedipalp, dorsal view, IZB 282, ♂, from Sibeston; – 69. Pedipalp, dorsal view, IZB 179, ♂, from Zhunys; – 70. Tarsus I and tibia I, IZB 179, ♂, from Zhunys. – Scale line: 0.5 mm (67–68), 0.6 mm (69), 0.4 mm (70).

shape of the male anterior tarsus is more variable than BEIER (1959) stated, even within a single population (figs. 70, 74–75, 77). The structure of the male genitalia of *cendsureni* (KRUMPAL & KIEFER 1982: fig. 8) is very similar to the structure in *popovi* (figs. 61–62).

Description, ♂ from Gazalkent: Tergal chaetotaxy: 15–15–13–18–18–20–19–20–18–16–13 (11+2 tactile setae). Pedipalps: trochanter 1.94; tibia 2.90; femur 3.82; chela with pedicel 4.12; hand with pedicel 2.12; hand without pedicel 1.88 times as long as broad. Leg I: tibia 2.90; tarsus 3.22 times as long as broad.

Measurements (in mm): Pedipalps: trochanter 0.35/0.18; femur 0.65/0.17; tibia 0.58/0.20; chela with pedicel 1.03/0.25; hand with pedicel 0.53; hand without pedicel 0.47; finger 0.48. Leg I: tibia 0.29/0.10; tarsus 0.29/0.09.



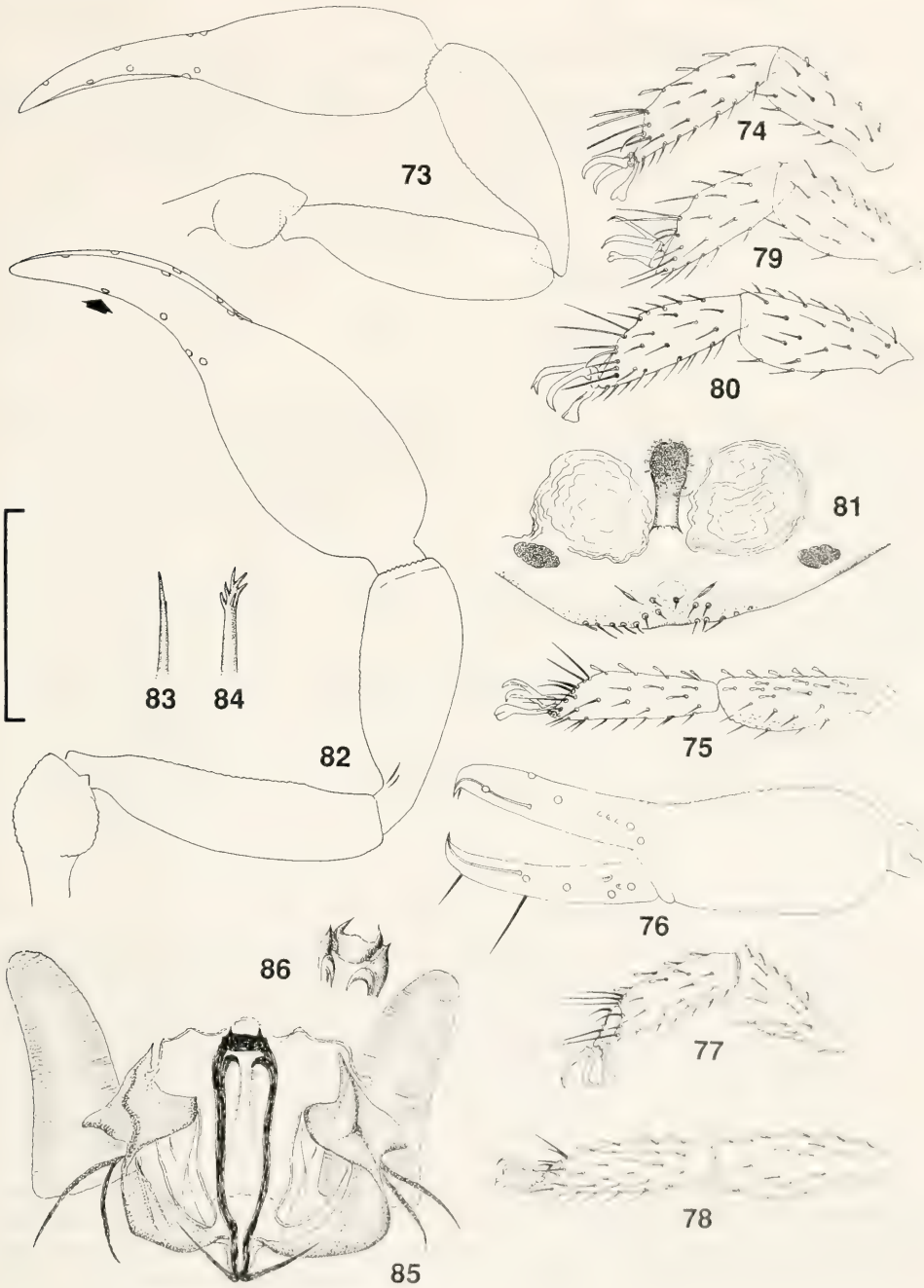
Figs. 71–72. *Dactylochelifer kussariensis*, IZB 285, ♀, from Kenderli. – 71. Genitalia, ventral view (median and lateral cribriform plates, membraneous sac); – 72. Pedipalp, dorsal view. – Scale line: 0.5 mm (72), 0.2 mm (71).

Figs. 73–77. *Dactylochelifer popovi*. – 73. Pedipalp, dorsal view, IZB 271, ♂, from Gazalkent; – 74. Tarsus I and tibia I, IZB 271, ♂, from Gazalkent; – 75. Tarsus I and tibia I, IZB 281, ♂, from Sibeston; – 76. Chela, lateral view, IZB 281, ♂, from Sibeston; – 77. Tarsus I and tibia I, IZB 282, ♂, from Sibeston. – Scale line: 0.5 mm (73, 76), 0.35 mm (74–75, 77).

Fig. 78. *Daytylochelifer mrciaki*, IZB 283, ♂, from Karynzharyk; tarsus I and tibia I. – Scale line: 0.35 mm.

Figs. 79–86. *Dactylochelifer gobiensis*. – 79. Tarsus I and tibia I, ZMMU, ♂, from Chechekty; – 80. Tarsus I and tibia I, IZB 272, ♀, from Chon-Uryukty; – 81. Genitalia, ventral view, IZB 272, ♀, from Chon-Uryukty; – 82. Pedipalp, dorsal view, IZB 272, ♂, from Chon-Uryukty; – 83. Galęa, IZB 272, ♂, from Chon-Uryukty; – 84. Galea, IZB 272, ♀, from Chon-Uryukty; – 85. Genitalia, dorsal view, IZB 272, ♂, from Chon-Uryukty; – 86. Tip of lateral rods, IZB 272, ♂, from Chon-Uryukty. – Scale line: 0.5 mm (82), 0.35 mm (79–80), 0.2 mm (81, 85).

Description, ♂ (♀) from Sibeston: Pedipalps: trochanter 1.83 (1.89); femur 3.81 (3.68); tibia 3.05 (3.19); chela with pedicel 3.81 (2.45); chela without pedicel 3.50 (2.28); hand with pedicel 2.07 (1.30); hand without pedicel 1.77 (1.15) times as long as broad. Leg I: tibia 2.50; tarsus 3.38 times as long as broad. Structures of the genitalia as in figs. 61–63.



Measurements ♂ (♀) (in mm): Pedipalps: trochanter 0.33/0.18 (0.37/0.196); femur 0.61/0.16 (0.70/0.19); tibia 0.58/0.19 (0.67/0.21); chela with pedicel 0.99/0.26 (1.15/0.47); chela without pedicel 0.91 (1.07); hand with pedicel 0.54 (0.61); hand without pedicel 0.46 (0.54); finger 0.49 (0.53). Leg I: tibia 0.25/0.10; tarsus 0.27/0.08.

2.15. *Dactylochelifer spasskyi* Redikorzev 1949 (figs. 31–37)

Material: Kazakhstan, Pavlodar Area, Ermakovsky Distr., near Mal-Kalkaman Lake [45], 2. V. 1990 leg. Lyakhov, 2 ♂♂, 2 ♀♀ (IZB 295 and slide), 2 ♂♂, 4 ♀♀ (ZMMU), 1 ♂, 1 ♀ (SMNS 3264). – Pavlodar Area, Ekibastuzsky Distr., 7 km N Agytay [46], Irtysh-Karaganda Canal, 27. VII. 1992 leg. Lyakhov, 4 ♂♂, 4 ♀♀ (IZB 296), 15 ♂♂, 25 ♀♀, 2 T (ZMMU), 3 ♂♂, 3 ♀♀ (SMNS 3265), 1 ♂, 1 ♀ (MHNG). – Pavlodar Area, Ermakovsky Distr., near Mal-Kalkaman Lake [45], 10. IV. 1992 leg. Lyakhov, 1 ♂, 2 ♀♀ (ZMMU). – Pavlodar Area, Bayanaul Distr., 5 km N Karaadyrsor Lake [44], 6. V. 1990 leg. Lyakhov, 1 ♂, 1 ♀ (IZB 300), 2 ♂♂, 1 ♀ (ZMMU).

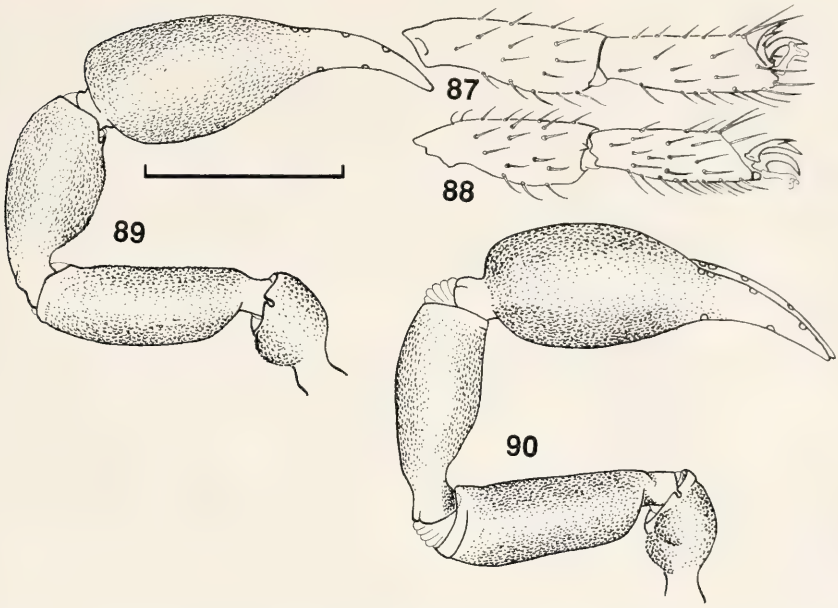
Description ♂♂ (♀♀): Carapace 1.12 (1.24) times as long as broad; setae of carapace and tergites short and slightly clavate. Pedipalps (figs. 31, 33) slender with small, but well-visible granulation; trochanter 1.96 (2.04); femur 4.45 (4.73); tibia 3.57 (3.58); chela with pedicel 4.45 (4.30); chela without pedicel 4.18 (4.03); hand with pedicel 2.27 (2.23); hand without pedicel 2.00 (1.95) times as long as broad; fingers with rows of small and blade-like setae (in ♀♀ less numerous. Leg I (males): tibia 2.85; tarsus with fine granulation on dorsal side (fig. 32), 2.69 times as long as broad. Tarsus of leg IV (both sexes) with 1 pseudotactile seta in the distal part (fig. 34). Structure of male genitalia as in figs. 36–37; lateral rods fused anteriorly and each only with 1 subterminal branch; dorsal apodeme small; reversible sacs large; median cribriform plates of the females very similar to those in *D. brachialis* (fig. 53).

Measurements ♂♂ (♀♀) (in mm): Carapace 0.83/0.74 (0.94/0.76). Pedipalps: trochanter 0.45/0.23 (0.51/0.25); femur 0.89/0.20 (1.04/0.22); tibia 0.82/0.23 (0.93/0.26); chela with pedicel 1.47/0.33 (1.72/0.40); chela without pedicel 1.38 (1.61); hand with pedicel 0.75 (0.89); hand without pedicel 0.66 (0.78); finger 0.70 (0.82). Leg I: tibia 0.37/0.13; tarsus 0.35/0.13.

2.16. *Dactylochelifer* spec. ♀

Material: Kazakhstan, Taldy-Kurgan Area, Dzhungarskie Vorota, S beach of Alakol Lake [42], desert, 15. VIII. 1988 leg. Tarabaev & Zarko, 1 ♀ (IZB 204). – Chimkent Area, Turkestansky Distr., Karatau Mt. Ridge, Turlan Pass [24], near river, 24. VI. 1989 leg. Tarabaev, Zyuzin, Fedorov & Komarova, 2 ♀♀ (IZB 255). – Chimkent Area, Turkestansky Distr., Karatau Mt. Ridge, canyon of Boyaldyr River [26], 11. VI. 1989 leg. Tarabaev, Zyuzin, Fedorov & Komarova, 1 ♀ (IZB 256). – Kirghizia, Turkestan Mt. Ridge, Isfana [18], Karagatty, 17. VII. 1987 leg. Zonstein, 1 ♀ (IZB 175). – Tadjikistan, Tigrovaya Balka [10], in litter, 10. XI. 1968 leg. Andreeva, 1 ♀ (ZMMU).

Remarks: These females cannot be identified, for a secure identification within the genus males with the specific shape of the anterior tarsus are necessary. The subterminal setae of the tarsi are simple and not serrate and the median cribriform plates are unpaired, therefore we place these females in the genus *Dactylochelifer*.



Figs. 87–90. *Gobichelifer chelanops*. – 87. Tarsus I and tibia I, IZB 193, ♂, from Dzhangi-Pakhta; – 88. Tarsus I and tibia I, IZB 199, ♂, from Aksak-Ata; – 89. Pedipalp, dorsal view, IZB 199, ♂, from Aksak-Ata; – 90. Pedipalp, dorsal view, IZB 193, ♂, from Dzhangi-Pakhta. – Scale line: 1 mm (89–90), 0.53 mm (87–88).

2.17. *Gobichelifer chelanops* (Redikorzev 1922) (figs. 22–24, 87–90)

Material: Kirghizia, Chyuiskaya Valley, Dzhangi-Pakhta [31], under bark of *Ulmus*, 10. VI. 1986 leg. Ovtchinnikov, 1 ♂ (IZB 193). – Kirghizsky Mt. Ridge, Malinovoye [37], 1700 m, 21. X. 1984 leg. Ovtchinnikov, 3 ♂♂, 4 ♀♀, 1 T (IZB 203), 1 ♂, 1 ♀ (SMNS 3266), 1 ♂, 1 ♀ (MHNG). – Kirghizsky Mt. Ridge, near Bishkek [35], 12. IV. 1988, leg. Ovtchinnikov, 2 ♂♂, 1 ♀ (IZB 288), 1 ♂ (SMNS 3267). – Chon-Uryukty near Issyk-Kul Lake [39], 1600 m, under bark of *Salix*, 20. V. 1990 leg. Dashdamirov, 2 ♂♂, 3 ♀♀, 1 T, 1 P (IZB 290), 2 ♀♀ (SMNS 3268). – Issyk-Kul Reserve, Ananyevo [38], 1600 m, under bark, 19. V. 1990 leg. Dashdamirov, 1 ♀ (IZB 292). – Uzbekistan, Tashkent Area, Aksak-Ata [29], 21. VI. 1987 leg. Zorkin, 2 ♂♂, 1 ♀ (IZB 199). – Djizak Distr., Nuratau Mt. Ridge, Nuratinsky reserve [6], Ukhumsay, under bark of *Juglans*, 8. IV. 1990 leg. Dashdamirov, 1 ♂, 1 ♀, 1 T, 1 D (IZB 291). – Kashkadarya Area, Kitabsky Reserve, Djaus [7], under bark of *Juglans*, 13. IV. 1990 leg. Dashdamirov, 1 ♀, 1 T, 5 D, 1 P (IZB 293). – 60 km ESE Tashkent, Chatkal Reserve [31], in house, 26. V. 1992 leg. Zolotukhin, 1 ♀ (IZB 303). – Tadjikistan, Pamir Alai Mts., Sary-Khosor Reserve, 50 km N Khovaling, Mullo-Kuni [16], 1500 m, under bark of *Juglans*, 28. IV. 1990 leg. Dashdamirov, 8 ♂♂, 4 ♀♀, 2 T, 3 D, 1 P (IZB 289), 2 ♂♂, 1 ♀ (SMNS 3269), 1 ♂, 1 ♀ (MHNG). – Same locality, 29. IV. 1990 leg. Dashdamirov, 1 ♂, 1 ♀, 1 T (IZB 294), 1 ♂ (SMNS 3270). – Canyon Varzob, Kondara [13], Kvak, under stones, 11. VI. 1967 leg. Andreeva, 1 ♂ (IZB 302), 1 ♂ (ZMMU). – Same locality, under bark of *Juniperus*, 27. VII. 1967 leg. Andreeva, 1 ♂, 1 ♀, 1 T (ZMMU).

Description ♂: Carapace 1.04 times as long as broad. Serrula exterior with 20 lamellae. Male genitalia as in figs. 23–24, very similar with the structure in *Dactylochelifer*; lateral rods fused anteriorly; reversible sacs small. Genital operculum of females with approximately 33 short setae; median cribriform plate as in fig. 22, lateral cribriform plates elongate. Pedipalps: trochanter 1.75; femur 2.22; tibia 2.50;

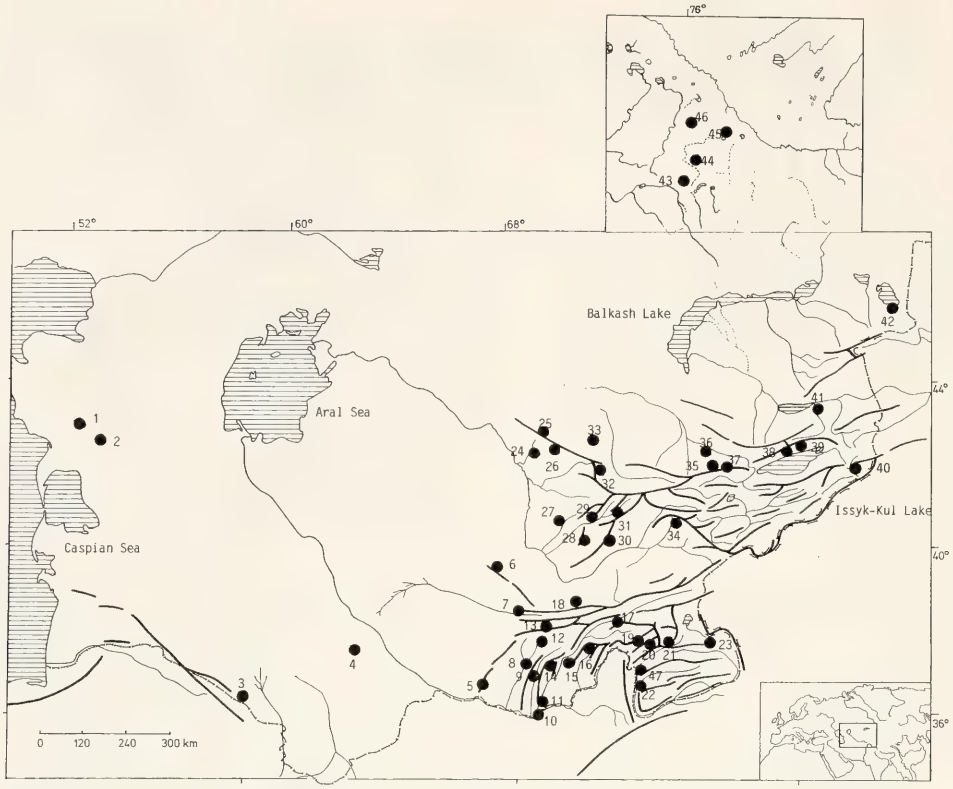


Fig. 91. Collecting localities of pseudoscorpions in Middle Asia. – *1.* Kenderli (*Allochernes (?) turanicus, Dactylochelifer kussariensis*); – *2.* Karynzharyk (*Dactylochelifer mrciaki*); – *3.* Dushak (*Dactylochelifer brachialis*); – *4.* Repetek (*D. mrciaki*); – *5.* Tash-Yurak (*Megachernes pavlovskyi*); – *6.* Nuratau (*A.(?) turanicus, D. brachialis, Dactylochelifer popovi, Gobichelifer chelanops*); – *7.* Djaus (*G. chelanops*); – *8.* Babatag (*Centrochelifer allocancroides*); – *9.* Gandzhino (*Rhacochelifer melanopygus*); – *10.* Tigrovaya Balka (*Dactylochelifer* spec. ♀); – *11.* Kzyl-Kala (*D. mrciaki*); – *12.* Dushanbe (*Dactylochelifer intermedius*); – *13.* Kondara (*G. chelanops*); – *14.* Karatau (*C. allocancroides*); – *15.* Sibeston (*Allochernes(?) bactrinus* n. sp., *C. allocancroides, D. popovi*); – *16.* Mullo-Kuni (*G. chelanops*); – *17.* Sabzikharv (*Dinocheirus bulbipalpis*); – *18.* Isfana (*Dactylochelifer* spec. ♀); – *19.* Chikhoh (*D. brachialis*); – *20.* Yazgulem (*D. brachialis*); – *21.* Kudara (*D. brachialis*); – *22.* Khorog Botanical Garden (*D. brachialis*); – *23.* Chechekty (*Dactylochelifer gobiensis*); – *24.* Turlan (*Dactylochelifer* spec. ♀); – *25.* Zhunys (*D. popovi*); – *26.* Boyaldyr (*Dactylochelifer* spec. ♀); – *27.* Tashkent (*D. bulbipalpis*); – *28.* Gazalkent (*D. popovi*); – *29.* Aksak-Ata (*G. chelanops*); – *30.* Kamchik-Say (*D. bulbipalpis*); – *31.* Chatkal State Reserve (*G. chelanops*); – *32.* Kulan (*D. popovi*); – *33.* Akkol (*D. popovi*); – *34.* Arslanbob (*D. bulbipalpis*); – *35.* Bishkek (*G. chelanops*); – *36.* Dzhangi-Pakhta (*G. chelanops*); – *37.* Malinovoe (*G. chelanops*); – *38.* Ananyevo (*G. chelanops*); – *39.* Chon-Uryukty (*D. gobiensis, Dendrochernes cyrneus, G. chelanops*); – *40.* Sary-Djaz (*D. gobiensis*); – *41.* Syugatin Valley (*Dinocheirus transcaspius*); – *42.* Alakol (*Dactylochelifer* spec. ♀); – *43.* Sulysor (*Dactylochelifer minor* n. sp.); – *44.* Karaadyrsor (*Dactylochelifer spasskyi*); – *45.* Mal-Kalkaman Lake (*D. spasskyi*); – *46.* Agytay (*D. spasskyi*); – *47.* Khuf (*D. brachialis*); – not located: Durum-Dara (*D. brachialis*).

chela with pedicel 3.17; chela without pedicel 2.95; hand with pedicel 1.97; hand without pedicel 1.72 times as long as broad; hand with pedicel 1.34 times longer than finger. Leg I: basifemur 1.67 times as long as broad, telofemur 2.58 times as long as broad and 1.38 times longer than basifemur; tibia 3.06; tarsus 3.00 times as long as broad; external claw with large subterminal accessory tooth.

Measurements (in mm): Carapace 1.50/1.44. Pedipalps: trochanter 0.70/0.40; femur 1.29/0.58; tibia 1.15/0.46; chela with pedicel 2.03/0.64; chela without pedicel 1.89; hand with pedicel 1.26; hand without pedicel 1.10; finger 0.94. Leg I: femur (total) 0.84/0.255; tibia 0.55/0.18; tarsus 0.48/0.16.

2.18. *Rhacochelifer melanopygus* (Redikorzev 1949) **n. comb.** (figs. 38–43)

Rhacochelifer mongolicus Beier 1969 **n. syn.**

Material: Tadjikistan, Gandzhino [9], 800 m, under bark of *Pistacia vera*, 19. IV. 1990 leg. Dashdamirov & Aliev, 3 ♂♂ (IZB 251), 2 ♂♂ (SMNS 3271).

Remarks: The examination of the type material of *melanopygus* reveals two errors in the description of Redikorzev (1949). The hand of the chela bears only 4 setae (not 5) and the subterminal setae of the tarsi are dentate (not simple). Besides, the absence of a tactile seta on the tarsus IV, the presence of slightly clavate setae on the carapace, tergites and pedipalps, the absence of keels on the tergites in males, the characteristic postition of the trichobothria on the palpal chela and the structures of the male genitalia clearly indicate the position of this species within the genus *Rhacochelifer* Beier 1932 (and not in *Lophochernes* Simon 1878). Therefore we transfer *melanopygus* to the genus *Rhacochelifer*.

Rhacochelifer mongolicus was described by Beier (1969), based on 4 specimens from Bajanchongor aimak in Mongolia. The original description shows no significant differences to *melanopygus* (transferred herein to *Rhacochelifer*). Therefore we consider *mongolicus* a junior synonym of *melanopygus*.

The genus *Rhacochelifer* consists of 2 species groups, which may have subgeneric or even generic status. The first group (with *melanopygus*) possesses only 4 setae on the basal part of the chelicera and the lateral rods of the male genitalia are not fused anteriorly, whereas the second group possesses 5 setae on the basal part of the chelicera and the lateral rods are fused anteriorly.

Description ♂: Carapace with 4 setae on anterior margin and 8 setae on posterior margin, 1.08 times as long as broad. Chelicera with 4 setae on the basal part; serrula exterior with 16 lamellae; flagellum of 3 blades. Tergal chaetotaxy: 8–8–9–9–11–12–13–13–13–12–8 (6+2 tactile setae). Sternal chaetotaxy: x–x–8–8–8–9–10–9–9 (7+2 tactile setae)–8(6+2 tactile setae). Genitalia as in figs. 42–43; lateral rods not fused anteriorly; dorsal apodeme small; reversible sacs large. Pedipalps: trochanter 1.78; femur 3.68; tibia 2.73; chela with pedicel 3.55; chela without pedicel 3.31; hand with pedicel 2.07; hand without pedicel 1.79 times as long as broad. Nodus ramosus of both fingers near *et*. Leg IV: tibia 2.89; tarsus without tactile seta, 3.56 times as long as broad; subterminal seta dentate. Leg I: tibia 5.38; tarsus 4.85 times as long as broad; external claw with 1 large subterminal accessory tooth.

Measurements (in mm): Carapace 0.68/0.63. Pedipalps: trochanter 0.32/0.18; femur 0.70/0.19; tibia 0.60/0.22; chela with pedicel 1.03/0.29; chela without pedicel 0.96; hand with pedicel 0.60; hand without pedicel 0.52; finger 0.45. Leg I: tibia 0.43/0.08; tarsus 0.34/0.07. Leg IV: tibia 0.26/0.09; tarsus 0.32/0.09.

3. References

BEIER, M. (1929): Die Pseudoskorpione des Wiener Naturhistorischen Museums. II. Pancte-nodactyli. – Annln naturh. Mus. Wien, **43**: 341–367; Wien.

– (1951): Ergebnisse der Österreichischen Iran-Expedition 1949/50. Pseudoscorpione und Mantiden. – Annln naturh. Mus. Wien, **58**: 96–102; Wien.

– (1959): Zur Kenntnis der Pseudoscorpioniden-Fauna Afghanistans. – Zool. Jb. (Abt. Syst.), **87**: 257–282; Jena.

– (1969): 164. Pseudoscorpionidea. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. KASZAB in der Mongolei. – Reichenbachia, **11**: 283–286; Dresden.

KRUMPAL, M. (1984): Einige bemerkenswerte Pseudoscorpione aus der UdSSR. – Acta Entomol. bohemoslav., **81**: 63–69; Bratislava.

KRUMPAL, M. & KIEFER, M. (1982): Pseudoskorpione aus der Mongolei (Arachnida, Pseudoskorpiones). Ergebnisse der gemeinsamen mongolisch-slowakischen biologischen Expedition. – Annot. zool. bot., **146**: 1–27; Bratislava.

MAHNERT, V. (1978): Die Pseudoskorpiongattung *Toxochernes* Beier, 1932. – Symp. zool. Soc. London, **42**: 309–315; London.

REDIKORZEV, V. (1934): Neue paläarktische Pseudoscorpione. – Zool. Jb. (Abt. Syst.), **65**: 423–440; Jena.

– (1949): Pseudoscorpionidea of Central Asia. – Trudy zool. Inst. Leningrad, **8**: 638–668; Leningrad.

SCHAWALLER, W. (1986): Pseudoskorpione aus der Sowjetunion, Teil 2 (Arachnida: Pseudoscorpiones). – Stuttgarter Beitr. Naturk., (A) **396**: 1–15; Stuttgart.

– (1989): Pseudoskorpione aus der Sowjetunion, Teil 3 (Arachnida: Pseudoscorpiones). – Stuttgarter Beitr. Naturk., (A) **440**: 1–30; Stuttgart.

SCHAWALLER, W. & DASHDAMIROV, S. (1988): Pseudoskorpione aus dem Kaukasus, Teil 2 (Arachnida). – Stuttgarter Beitr. Naturk., (A) **415**: 1–51; Stuttgart.

Authors' addresses:

SELVIN DASHDAMIROV, Institute of Zoology of the Azerbaijan Academy of Science, pr. 1128, kv. 504, Baku, Azerbaijan 370073 and

Dr. WOLFGANG SCHAWALLER, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

932
14

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 523	16 S.	Stuttgart, 1. 6. 1995

Neue *Laena*-Arten (Coleoptera: Tenebrionidae)*) aus Malaysia

New species of *Laena* (Coleoptera: Tenebrionidae) from Malaysia

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Von Wolfgang Schawaller, Stuttgart

Mit 30 Abbildungen

Summary

The Tenebrionid genus *Laena* Latreille 1829 is recorded for the first time from mountains of the Malaysian Peninsula. 11 new species (*alexanderi* **n. sp.**, *berembanensis* **n. sp.**, *brinchangensis* **n. sp.**, *cameronica* **n. sp.**, *fraserensis* **n. sp.**, *gentingica* **n. sp.**, *jasarensis* **n. sp.**, *malakkaensis* **n. sp.**, *malaysica* **n. sp.**, *riedeli* **n. sp.**, *taipingica* **n. sp.**) are described and a key is presented. Morphological and zoogeographical remarks are added.

Zusammenfassung

Die Tenebrioniden-Gattung *Laena* Latreille 1829 wird erstmals aus den Gebirgen der Malayischen Halbinsel nachgewiesen. 11 neue Arten (*alexanderi* **n. sp.**, *berembanensis* **n. sp.**, *brinchangensis* **n. sp.**, *cameronica* **n. sp.**, *fraserensis* **n. sp.**, *gentingica* **n. sp.**, *jasarensis* **n. sp.**, *malakkaensis* **n. sp.**, *malaysica* **n. sp.**, *riedeli* **n. sp.**, *taipingica* **n. sp.**) werden beschrieben und ein Bestimmungsschlüssel erstellt. Morfologische und zoogeografische Anmerkungen sind beigefügt.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Morfologie 2
3. Beschreibungen der Arten 4
4. Bestimmungstabelle der Arten 13
5. Zoogeografie 14
6. Literatur 16

*) Contribution to Tenebrionidae, no. 10. – For no. 9 see: Spixiana 18/1, 1995.

1. Einleitung

Herr ALEXANDER RIEDEL (Friedberg bei Augsburg) brachte von einer Reise nach Malaysia zahlreiche Tenebrioniden mit, worunter sich überraschenderweise ein ganzer Artenschwarm der Gattung *Laena* Latreille 1829 befindet. Zusätzliches Material sammelte HARALD SCHILLHAMMER (Wien). Die Gattung ist im Himalaya sehr artenreich vertreten (KASZAB 1977; SCHUSTER 1916, 1926, 1935), das Vorkommen soweit südlich davon in Malaysia war bislang unbekannt. Sämtliche dort gesammelten 11 Arten (Karte siehe Abb. 30) haben sich als neu erwiesen und werden hiermit beschrieben.

Die flügellosen *Laena*-Arten besitzen, bis auf wenige Ausnahmen, recht kleine Areale und haben vor allem in Gebirgen, insbesondere im Himalaya, durch Aufsplitterung und Isolierung der Habitate eine dynamische Speziation durchgemacht. In geringerem Umfang gilt dies offensichtlich auch für die Berge der Malayischen Halbinsel. Die Tiere leben in der Bodenstreu von Waldformationen und dürften deshalb durch die allgegenwärtigen Abholzungen stark gefährdet sein.

Abkürzungen: NHMW Naturhistorisches Museum Wien, – *SMNS* Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, – *TMB* Természettudományi Muzeum Budapest.

Dank

Herrn A. RIEDEL ist zu danken, daß er seine Ausbeute dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart übergeben hat. Herrn Dr. O. MERKL (Budapest) und Herrn Dr. G. SCHERER (München) danke ich herzlich für die angenehmen Arbeitsbedingungen in den von ihnen verwalteten Sammlungen. Frau S. LEIDENROTH (Stuttgart) übernahm wie immer die technischen Arbeiten in Zusammenhang mit dem REM.

2. Morfologie

Der neue Artenschwarm aus Malaysia besitzt keine Merkmale (jedenfalls konnten keine festgestellt werden), die eine gemeinsame Abtrennung von den anderen Gattungsvertretern rechtfertigen würden. Einige generelle morfologische Aspekte sind an Hand von *Laena jasarensis* n. sp. in den Abb. 1–6 dargestellt.

Gemeinsam ist den malayischen Arten eine relativ geringe Körpergröße (2.1–4.5 mm), die meist deutlichen Porenpunkte neben den üblichen Punktreihen auf den Flügeldecken und die Undifferenziertheit der Beine ohne Zähne oder Kerbzähne an den Schenkeln. Die Trennung der artenreichen Gattung in Untergattungen beispielsweise an Hand des Fehlens oder Vorhandenseins einer Randleiste am Pronotum erscheint mir typologisch und wird hier nicht berücksichtigt.

Die monospezifische Gattung *Rhacolaena* Kaszab 1979 aus Südindien besitzt hauptsächlich eine sehr abweichende Tarsalmorfologie in beiden Geschlechtern. Die ebenfalls monospezifische Gattung *Psilolaena* Heller 1923 aus Sichuan zeigt einen auffallenden Sexualdimorfismus im Bau der Vordertibia, die bei den ♂♂ einen markanten Innenzahn trägt. Die aus Sri Lanka beschriebene Art *ceylonica* Motschulsky 1858 gehört in die monospezifische Gattung *Prolaena* Kaszab 1980 mit aufgebogenen Seiten der Elytren und mit nur 9 Punktreihen auf den Elytren.

Als Artkriterien innerhalb der Gattung *Laena* gelten hauptsächlich folgende Merkmale: Existenz oder Fehlen einer Randleiste am Pronotum; – Form, Punktierung und Beborstung des Pronotum; – Punktierung und Beborstung der Elytren; –

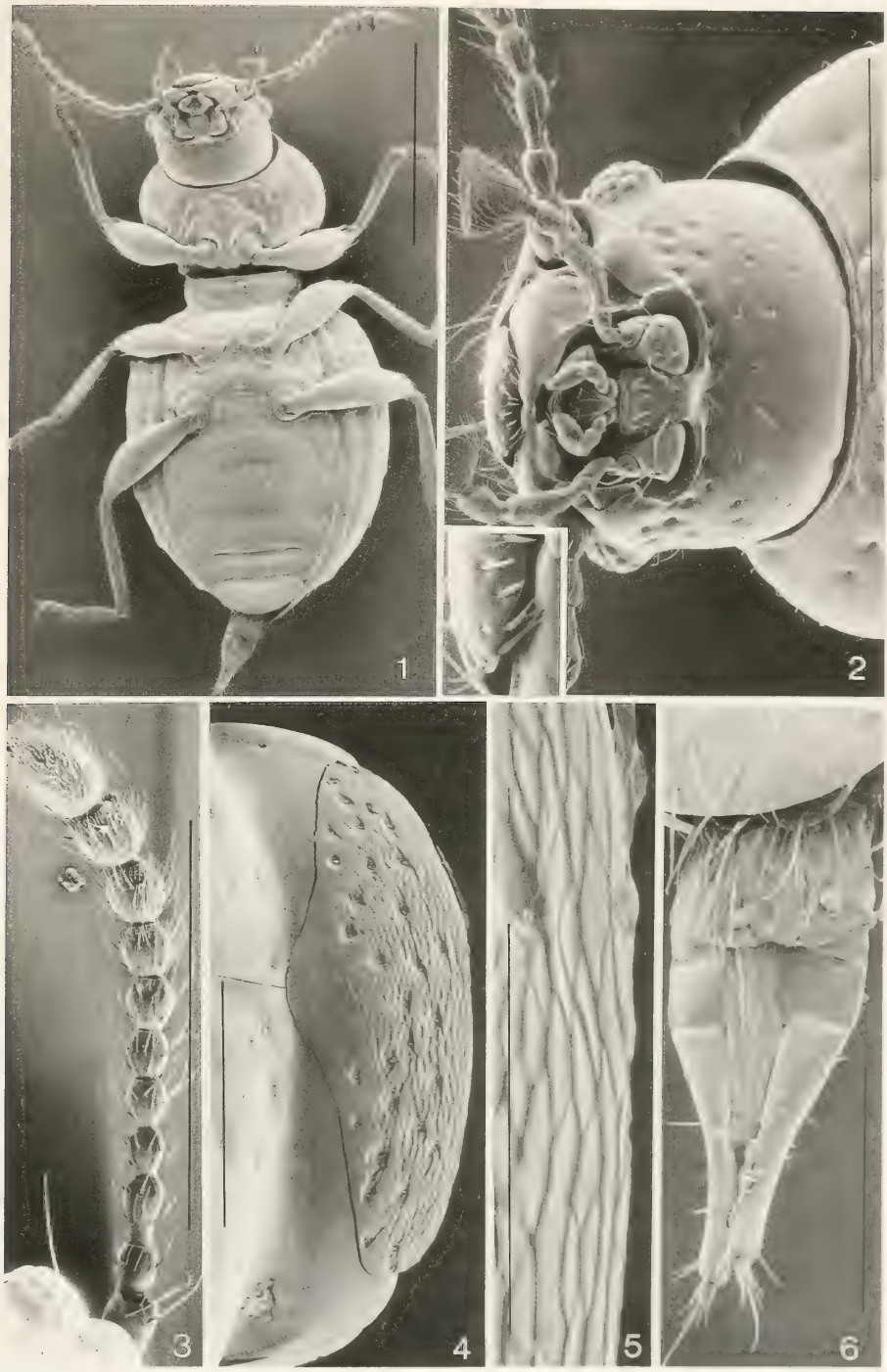


Abb. 1–6. *Laena jasarensis* n. sp. – 1. Unterseite (Maßstrich: 1.0 mm); – 2. Kopf von ventral (0.5 mm), Detailbild vergrößert: 2 Gabelborsten am Labrum; – 3. Antenne (0.5 mm); – 4. Scutellum (0.2 mm); – 5. Scutellum, Oberflächenstruktur (0.1 mm); – 6. Legeapparat von ventral (0.2 mm).

Existenz und Verteilung von Porenpunkten auf den Elytren; – Beine ohne oder mit Auszeichnungen (Zähne, Kerbzähne); – Körpergröße und Bau des Aedoeagus.

Der Bau des Aedoeagus ist nur eingeschränkt zu verwenden, da die Gattungsvertreter ein relativ einfach gebautes Organ besitzen. Es gibt in allen Regionen des Gesamtareals Populationen, die einen fast identischen Aedoeagus haben, bei denen jedoch andere Merkmale deutlich und nicht nur graduell verschieden sind, weshalb sie als valide Arten getrennt wurden. Bei den malayischen Funden gilt dies beispielsweise für *berembanensis* n. sp. und *malakkaensis* n. sp. – beide besitzen einen ähnlichen Aedoeagus, unterscheiden sich aber signifikant und ohne Übergänge oder Geschlechtszugehörigkeit in der Form des Pronotum und in der Ausbildung der elytralen Porenpunkte. Beide morfologische „Formen" kommen zudem am gleichen Fundort vor, Syntopie ist allerdings nicht bewiesen. Ich habe mich entschlossen, beide als getrennte Arten zu beschreiben, obgleich dies eher einer typologischen Betrachtungsweise entspricht. Solange es jedoch an einem Biospezies-Konzept innerhalb der Gattung mangelt, scheint diese Vorgehensweise gerechtfertigt. Es ist ja durchaus denkbar, daß bei Artbildungsprozessen artliche Isolierung durch andere Faktoren schon längst stattgefunden hat, der Aedoeagus aber noch unverändert ist.

Sexualunterschiede bei den malayischen Arten sind äußerlich nicht deutlich ausgeprägt, bei einigen Arten besitzen die ♂♂ kaum auffallend breitere Vordertarsen als die ♀♀ und die Augen scheinen manchmal bei ♂♂ etwas vorspringender zu sein. Hinsichtlich der Körpergröße schwanken beide Geschlechter überlappend.

3. Beschreibungen der Arten

3.1. *Laena alexanderi* **n. sp.** (Abb. 14, 25)

Holotypus ♂: Malaysia, Genting Highland, 1700 m, 12. IV. 1990 leg. Riedel (SMNS).
Paratypen: Zusammen mit Holotypus, 3 Expl. (SMNS).

Derivatio nominis: Benannt nach Alexander Riedel (Friedberg/Augsburg), der sämtliche hier behandelte Arten in Malaysia sammelte.

Beschreibung: Kopfscheitel punktiert, Punkteabstand 2–4facher Punktdurchmesser, fast alle Punkte mit langer Borste. Augendurchmesser aus etwa 5 Facetten bestehend. Pronotum glänzend, wie der Kopf punktiert und beborstet; Seitenrand ganz schwach wellig, in den Ausbuchtungen mit je 1 Borste; Seitenrand durch eine Furche abgesetzt; Propleuren mit einigen Punkten; Vorder- und Hinterrand ungerandet; Pronotum-Form Abb. 14. Elytren mit 10 Punktreihen. Punkte so groß wie auf dem Pronotum; 2. Punktreihe mit 12–14 Punkten; Punkte mit einer Mikroborste, die kaum länger als der Punktdurchmesser ist; Zwischenräume glänzend, an den Seiten mehr oder weniger gewölbt, vor allem an den Seiten mit einigen längeren Borsten; 9. Zwischenraum mit 4 etwas vorragenden Porenpunkten, ein zusätzlicher etwas vorragender Porenpunkt an den abgerundeten Schultern. Beine ohne Auszeichnungen. Aedoeagus Abb. 25. Körperlänge 2.4–2.7 mm.

3.2. *Laena berembanensis* **n. sp.** (Abb. 10, 18–19)

Holotypus ♂: Malaysia, Cameron Highland, Gn. Beremban, 1400–1800 m, 1.–3. IV. 1990 leg. Riedel (SMNS).

Paratypen: Zusammen mit Holotypus, 3 Expl. (SMNS). – Malaysia, Cameron Highland, Gn. Jasar, 1400–1600 m, 4. IV. 1990 leg. Riedel, 4 Expl. (SMNS), 2 Expl. (TMB). – Malaysia,

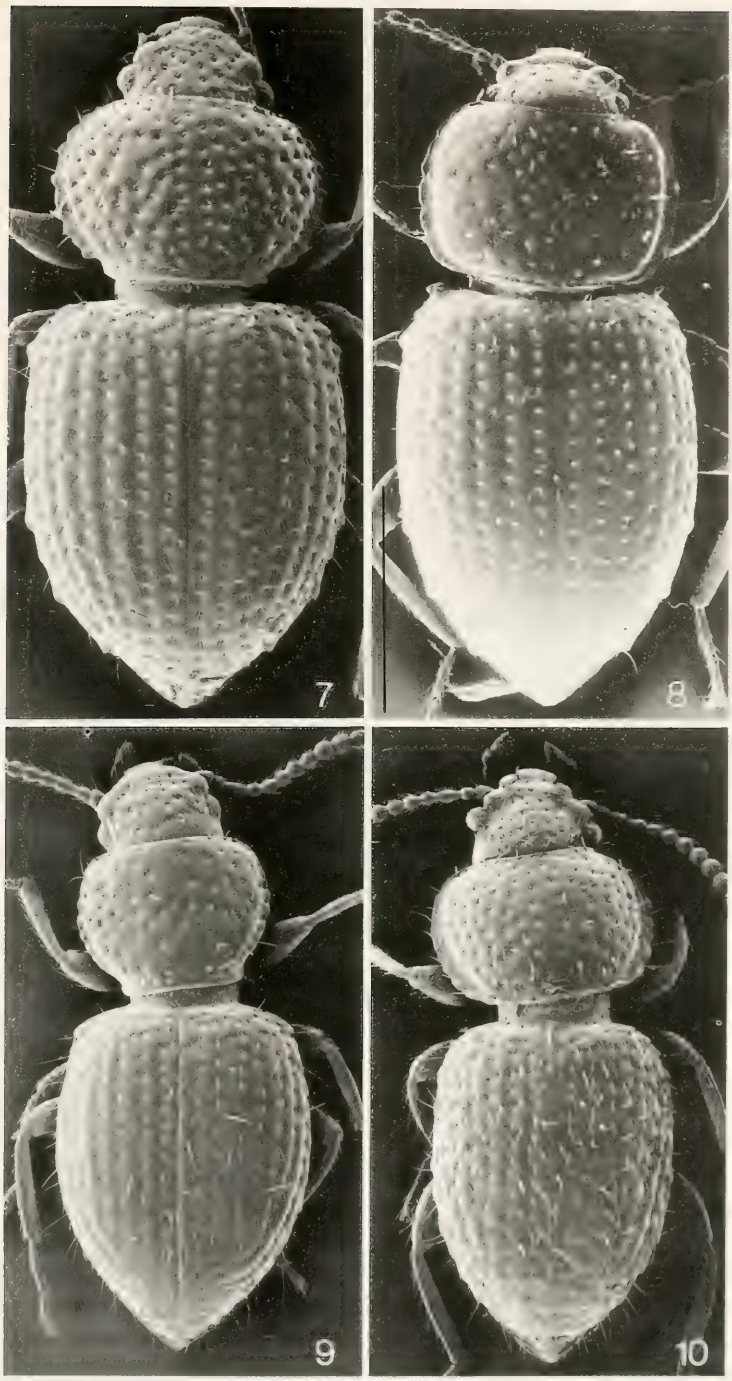


Abb. 7–10. Dorsalansichten malayischer *Laena*-Arten (Maßstrich: 1.0 mm). – 7. *fraserensis* n. sp., Fraser's Hill; – 8. *gentingica* n. sp., Genting Highland; – 9. *taipingica* n. sp., Maxwell Hill; – 10. *berembanensis* n. sp., Gn. Jasar.

Cameron Highland, Gn. Beremban, 1400–1700 m, 22. I. 1992 leg. SCHILLHAMMER, 1 Expl. (NHMW).

Derivatio nominis: Benannt nach dem Berg Beremban, von dem der Holotypus stammt.

Beschreibung: Kopfscheitel punktiert, Punkteabstand 1–3facher Punktdurchmesser, fast alle Punkte mit langer Borste. Augendurchmesser aus etwa 5 Facetten bestehend. Pronotum glänzend, wie der Kopf punktiert und beborstet; Seitenrand wellig, in den Ausbuchtungen mit je 1 Borste; Seitenrand durch eine Furche abgesetzt; Propleuren spärlicher als Pronotum-Scheibe punktiert; Vorder- und Hinterrand nicht deutlich gerandet, aber durch Punkte wulstig abgesetzt; Pronotum-Form Abb. 10. Elytren mit 10 Punktreihen, Punkte so groß wie auf dem Pronotum; 2. Punktreihe mit 14–16 Punkten; jeder Punkt mit einer langen Borste, die länger ist als der 5fache Punktdurchmesser; Zwischenräume glänzend, mehr oder weniger deutlich gewölbt, vor allem an den Seiten mit mehreren abstehenden Borsten, die wesentlich länger als die Borsten der Punktreihen sind; 9. Zwischenraum mit 4 nicht vorragenden Porenpunkten, ein zusätzlicher nicht vorragender Porenpunkt an den abgerundeten Schultern. Beine ohne Auszeichnungen. Aedoeagus Abb. 18–19. Körperlänge 2.5–3.6 mm.

3.3. *Laena brinchangensis* **n. sp.** (Abb. 15, 27)

Holotypus ♂: Malaysia, Cameron Highland, Gn. Brinchang, 1500–2000 m, 20. IV. 1990 leg. RIEDEL (SMNS).

Paratypen: Zusammen mit Holotypus, 3 Expl. (SMNS), 1 Expl. (TMB).

Derivatio nominis: Benannt nach dem Berg Brinchang, von dem der Holotypus stammt.

Beschreibung: Kopfscheitel punktiert, Punkteabstand 2–4facher Punktdurchmesser, fast alle Punkte mit langer Borste. Augendurchmesser aus etwa 6 Facetten bestehend. Pronotum glänzend, wie der Kopf punktiert und beborstet; Seitenrand etwas wellig, in den Ausbuchtungen mit je 1 Borste; Seitenrand durch eine Furche abgesetzt; Propleuren mit einigen Punkten; Vorder- und Hinterrand ungerandet; Pronotum-Form Abb. 15. Elytren mit 10 Punktreihen, Punkte so groß wie auf dem Pronotum; 2. Punktreihe mit 12–14 Punkten; Punkte ohne Borsten; Zwischenräume glänzend, an den Seiten mehr oder weniger deutlich gewölbt, vor allem an den Seiten mit mehreren längeren Borsten; 9. Zwischenraum mit 4 etwas vorragenden Porenpunkten, ein zusätzlicher deutlich vorragender Porenpunkt an den abgerundeten Schultern. Beine ohne Auszeichnungen. Aedoeagus Abb. 27. Körperlänge 2.1.–2.6 mm.

3.4. *Laena cameronica* **n. sp.** (Abb. 24)

Holotypus ♂: Malaysia, Cameron Highland, Gn. Jasar, 1400–1600 m, 4. IV. 1990 leg. RIEDEL (SMNS).

Paratypus: Malaysia, Cameron Highland, Gn. Beremban, 1400–1800 m, 1.–3. IV. 1990 leg. RIEDEL, 1 Expl. (SMNS).

Derivatio nominis: Benannt nach dem Cameron Highland, aus dem die Typenserie stammt.

Beschreibung: Kopfscheitel punktiert, Punkteabstand 1–5facher Punktdurchmesser, Punkte meist mit langen Borsten. Augendurchmesser aus etwa 6 Facetten bestehend. Pronotum glänzend, wie Kopf punktiert und beborstet; Seitenrand fehlt; Propleuren ganz spärlich punktiert; Vorderrand ungerandet, Hinterrand unge-

Abb. 11–14. Dorsalansichten malayischer *Laena*-Arten (Maßstrich: 1.0 mm). – 11. *malaysica* n. sp., Maxwell Hill; – 12. *riedeli* n. sp., Gn. Jasar; – 13. *malakkaensis* n. sp., Gn. Beremban; – 14. *alexanderi* n. sp., Genting Highland.

randet, aber durch eine Punktreihe wulstig abgesetzt; Pronotum-Form kugelig, größte Breite im vorderen Viertel (keine Abbildung, da kein REM-Präparat). Elytren mit 10 Punktreihen, Punkte so groß wie auf dem Pronotum; 2. Punktreihe mit 24–26 Punkten; Punkte meist mit einer Mikroborste, die nicht länger als der Punktdurchmesser ist; Zwischenräume glänzend, vorne und an den Seiten mehr oder weniger deutlich gewölbt, hinten immer flach, ohne Borsten; 9. Zwischenraum mit 4 deutlichen, kaum vorragenden Porenpunkten, ein zusätzlicher wenig vorragender Porenpunkt an den abgerundeten Schultern. Beine ohne Auszeichnungen. Aedoeagus Abb. 24. Körperlänge 3.7–4.0 mm.

3.5. *Laena fraserensis n. sp.* (Abb. 7, 17)

Holotypus ♂: Malaysia, Fraser's Hill, um 1000 m, 17. IV. 1990 leg. Riedel (SMNS).
Paratypen: Zusammen mit Holotypus, 3 Expl. (SMNS). – Malaysia, Fraser's Hill, 1180 m, 11. II. 1992 leg. Schillhamer, 2 Expl. (NHMW).

Derivatio nominis: Benannt nach Fraser's Hill, von dem die Typenserie stammt.

Beschreibung: Kopfscheitel punktiert, Punkteabstand 2–5facher Punktdurchmesser, fast alle Punkte mit langen Borsten. Augendurchmesser aus etwa 6 Facetten bestehend. Pronotum glänzend, wie der Kopf punktiert und beborstet; Seitenrand wellig, in den Ausbuchtungen mit je 1 Borste; Seitenrand durch eine Furche abgesetzt; Propleuren spärlicher als Pronotum-Scheibe punktiert; Vorderrand ungerandet, Hinterrand ungerandet, aber durch eine Punktreihe wulstig abgesetzt; Pronotum-Form Abb. 7. Elytren mit 10 Punktreihen, Punkte so groß wie auf dem Pronotum; 2. Punktreihe mit 18–21 Punkten; jeder Punkt mit einer langen Borste, die länger ist als der 5fache Punktdurchmesser; Zwischenräume glänzend, mehr oder weniger deutlich gewölbt, vor allem an den Seiten mit mehreren abstehenden Borsten, die wesentlich länger sind als die Borsten der Punktreihen; 9. Zwischenraum mit 4 etwas vorragenden Porenpunkten, ein zusätzlicher wenig vorragender Porenpunkt an den abgerundeten Schultern. Beine ohne Auszeichnungen. Aedoeagus Abb. 17. Körperlänge 3.4–4.5 mm.

3.6. *Laena gentingica* **n. sp.** (Abb. 8, 20)

Holotypus ♂: Malaysia, Genting Highland, 1700 m, 12. IV. 1990 leg. Riedel (SMNS).
Paratypen: Zusammen mit Holotypus, 5 Expl. (SMNS), 2 Expl. (TMB).

Derivatio nominis: Benannt nach dem Genting Highland, aus dem die Typenserie stammt.

Beschreibung: Kopfscheitel punktiert, Punkteabstand 2–5facher Punktdurchmesser, Punkte meist mit längeren Borsten. Augendurchmesser aus etwa 5 Facetten bestehend. Pronotum glänzend, wie der Kopf punktiert und beborstet; Seitenrand wellig, in den Ausbuchtungen mit je 1 Borste; Seitenrand durch eine Furche abgesetzt; Propleuren ganz spärlich punktiert; Vorderrand ungerandet, Hinterrand ungerandet, aber durch eine Punktreihe wulstig abgesetzt; Pronotum-Form Abb. 8. Elytren mit 10 Punktreihen, Punkte so groß wie auf dem Pronotum; 2. Punktreihe mit 13–15 Punkten; Punkte mit einer Mikroborste, die etwas länger als der Punktdurchmesser ist; Zwischenräume glänzend, vorne ganz schwach gewölbt, hinten flach, ganz vereinzelt mit längeren Borsten; 9. Zwischenraum mit 4 markant vorragenden Porenpunkten, ein zusätzlicher nicht vorragender Porenpunkt am Ende der

Ab. 15–16. Dorsalansichten malayischer *Laena*-Arten (Maßstrich: 1.0 mm). – 15. *brinchangensis* n. sp., Gn. Brinchang; – 16. *jasarensis* n. sp., Gn. Jasar.

5. Punktreihe, Schultern mit markantem zahnförmig vorragendem Porenpunkt. Beine ohne Auszeichnungen. Aedoeagus Abb. 20. Körperlänge 3.0–3.7 mm.

3.7. *Laena jasarensis* **n. sp.** (Abb. 1–6, 16, 21)

Holotypus ♂: Malaysia, Cameron Highland, Gn. Jasar, 1400–1600 m, 4. IV. 1990 leg. Riedel (SMNS).

Paratypen: Zusammen mit Holotypus, 8 Expl. (SMNS), 4 Expl. (TMB). – Malaysia, Cameron Highland, Gn. Beremban, 1400–1800 m, 1.–3. IV. 1990 leg. Riedel, 5 Expl. (SMNS). – Malaysia, Cameron Highland, Gn. Beremban, 1400–1600 m, 22. I. 1992 leg. Schillhammer, 1 Expl. (NHMW). – Malaysia, Cameron Highland, Gn. Brinchang, 1500–2000 m, 20. IV. 1990 leg. Riedel, 3 Expl. (SMNS).

Derivatio nominis: Benannt nach dem Berg Jasar, von dem der Holotypus stammt.

Beschreibung. Kopfscheitel punktiert, Punkteabstand 1–5facher Punktdurchmesser, Punkte meist mit langer Borste. Augendurchmesser aus etwa 5 Facetten bestehend. Pronotum glänzend, wie Kopf punktiert, aber nur vereinzelt mit Borsten; Seitenrand fehlt; Propleuren ganz spärlich punktiert; Vorderrand ungerandet, Hinterrand ungerandet, aber durch eine Punktreihe wulstig abgesetzt; Pronotum-Form Abb. 16. Elytren mit 10 Punktreihen, Punkte so groß wie auf dem Pronotum; 2. Punktreihe mit 16–18 Punkten; Punkte meist mit einer Mikroborste, die nicht länger als der Punktdurchmesser ist; Zwischenräume glänzend, vorne und an den Seiten mehr oder weniger deutlich gewölbt, hinten immer flach, ganz vereinzelt mit längeren Borsten; 9. Zwischenraum mit 4 etwas vorragenden Porenpunkten, ein zusätzlicher wenig vorragender Porenpunkt an den abgerundeten Schultern. Beine ohne Auszeichnungen. Aedoeagus Abb. 21. Körperlänge 2.5–3.5 mm.

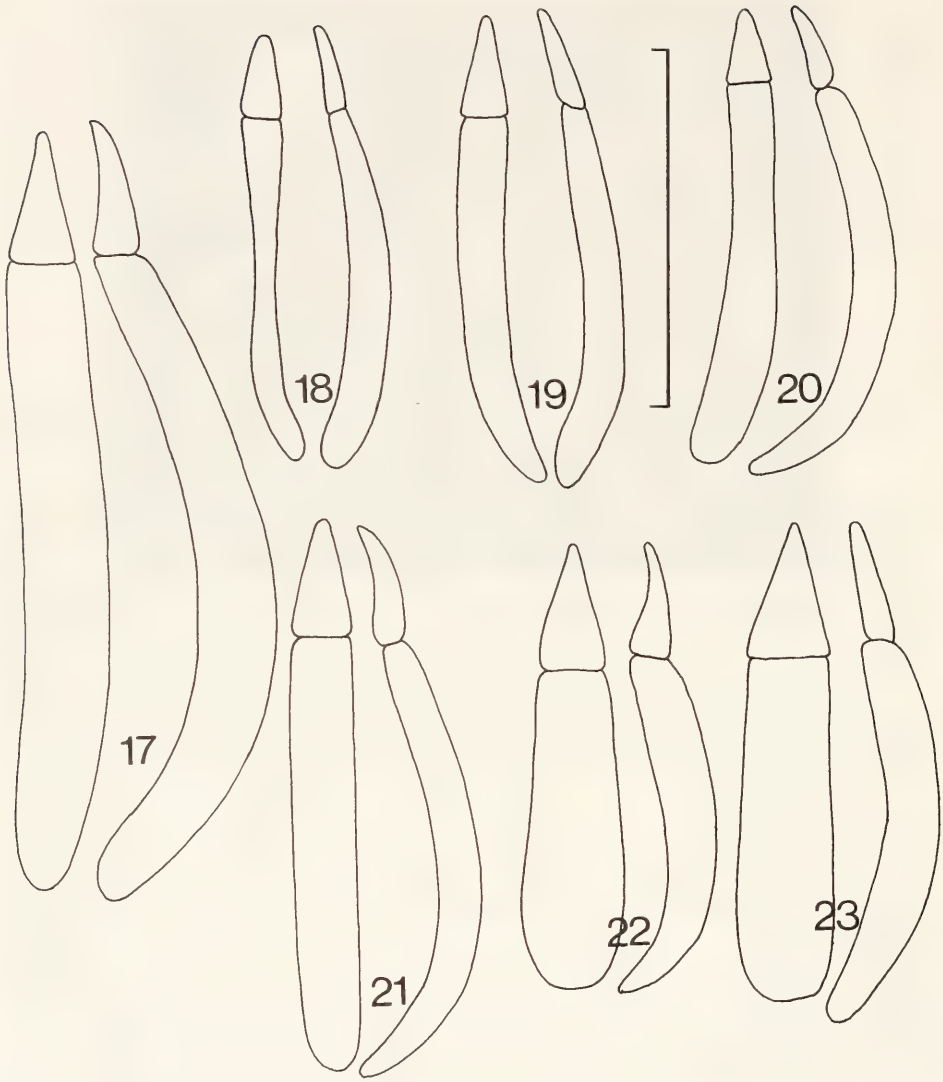


Abb. 17–23. Aedoeagus malayischer *Laena*-Arten, ventral (links) und lateral (rechts) (Maßstrich: 0.5 mm). – 17. *fraserensis* n. sp., Fraser's Hill, Holotypus; – 18. *berembanensis* n. sp., Gn. Jasar, Paratypus; – 19. *berembanensis* n. sp., Gn. Beremban, Holotypus; – 20. *gentingica* n. sp., Genting Highland, Holotypus; – 21. *jasarensis* n. sp., Gn. Jasar, Holotypus; – 22. *malaysica* n. sp., Maxwell Hill, Holotypus; – 23. *malaysica* n. sp., Gn. Beremban, Paratypus.

3.8. *Laena malakkaensis* **n. sp.** (Abb. 13, 29)

Holotypus ♂: Malaysia, Cameron Highland, Gn. Jasar, 1400–1600 m, 4. IV. 1990 leg. Riedel (SMNS).

Paratypen: Zusammen mit Holotypus, 3 Expl. (SMNS). – Malaysia, Cameron Highland, Gn. Beremban, 1400–1600 m, 1.–3. IV. 1990 leg. Riedel, 2 Expl. (SMNS), 2 Expl. (TMB). – Malaysia, Genting Highland, 1700 m, 12. IV. 1990 leg. Riedel, 2 Expl. (SMNS).

Derivatio nomini: Benannt nach Malakka, wo die hier behandelten Arten leben.

Beschreibung: Kopfscheitel punktiert, Punkteabstand 2–4facher Punktdurchmesser, fast alle Punkte mit langen Borsten. Augendurchmesser aus etwa 5 Facetten bestehend. Pronotum glänzend, wie der Kopf punktiert und beborstet; Seitenrand etwas wellig, in den Ausbuchtungen mit je 1 Borste; Seitenrand durch eine Furche abgesetzt; Propleuren mit vereinzelten Punkten; Vorder- und Hinterrand ungerandet; Pronotum-Form Abb. 13. Elytren mit 10 Punktreihen, Punkte so groß wie auf dem Pronotum; 2. Punktreihe mit 16–17 Punkten; fast jeder Punkt mit einer Borste, die länger als der 3fache Punktdurchmesser ist; Zwischenräume glänzend, an den Seiten mehr oder weniger deutlich gewölbt, mit zahlreichen längeren Borsten; 9. Zwischenraum mit 4 deutlich vorragenden Porenpunkten, ein zusätzlicher etwas vorragender Porenpunkt an den abgerundeten Schultern. Beine ohne Auszeichnungen. Aedoeagus Abb. 29. Körperlänge 2.4–3.0 mm.

3.9. *Laena malaysica* **n. sp.** (Abb. 11, 22–23)

Holotypus ♂: Malaysia, Taiping, Maxwell Hill, um 1200 m, 10. IV. 1990 leg. Riedel (SMNS).

Paratypen: Zusammen mit Holotypus, 2 Expl. (SMNS). – Malaysia, Cameron Highland, Gn. Beremban, 1400–1800 m, 1.–3. IV. 1990 leg. Riedel, 1 Expl. (SMNS). – Malaysia, Cameron Highland, Gn. Beremban, 1400–1700 m, 22. I. 1992 leg. Schillhammer, 1 Expl. (NHMW).

Derivatio nominis: Benannt nach Malaysia, wo die hier behandelten Arten leben.

Beschreibung: Kopfscheitel punktiert, Punkteabstand 2–4facher Punktdurchmesser, Punkte meist mit langer Borste. Augendurchmesser aus etwa 7 Facetten bestehend. Pronotum glänzend, wie der Kopf punktiert und beborstet; Seitenrand wellig, in den Ausbuchtungen mit je 1 Borste; Seitenrand durch eine Furche abgesetzt; Propleuren nur wenig spärlicher als Pronotum-Scheibe punktiert; Vorder- und Hinterrand ungerandet; Pronotum-Form Abb. 11. Elytren mit 10 Punktreihen, Punkte so groß wie auf dem Pronotum; 2. Punktreihe mit 24–26 Punkten; Punkte ohne Mikroborsten; Zwischenräume glänzend, an den Seiten deutlich gewölbt, auf der Scheibe und an der Spitze nur undeutlich gewölbt oder ganz flach, ohne Borsten; 9. Zwischenraum mit 4 deutlich vorragenden Porenpunkten, 4 zusätzliche kaum vorragende Porenpunkte im 7. Zwischenraum an den abgerundeten Schultern und noch 2–3 weitere, wenig auffallende Porenpunkte an der Elytrenbasis. Beine ohne Auszeichnungen. Aedoeagus Abb. 22–23. Körperlänge 3.1–4.0 mm.

3.10. *Laena riedeli* **n. sp.** (Abb. 12, 28)

Holotypus ♂: Malaysia, Cameron Highland, Gn. Jasar, 1400–1600 m, 4. IV. 1990 leg. Riedel (SMNS).

Paratypen: Zusammen mit Holotypus, 6 Expl. (SMNS), 2 Expl. (TMB). – Malaysia, Cameron Highland, Gn. Brinchang, 1500–2000 m, 20. IV. 1990 leg. Riedel, 4 Expl. (SMNS). – Malaysia, Cameron Highland, Gn. Beremban, 1400–1700 m, 22. I. 1992 leg. Schillhammer, 1 Expl. (NHMW).

Derivatio nominis: Benannt nach A. Riedel, dem erfolgreichen Sammler.

Beschreibung: Kopfscheitel punktiert, Punkteabstand 2–5facher Punktdurchmesser, Punkte vereinzelt mit längeren Borsten. Augendurchmesser aus etwa 5 Facetten bestehend. Pronotum matt, völlig unpunktiert oder mit schwachen Spuren

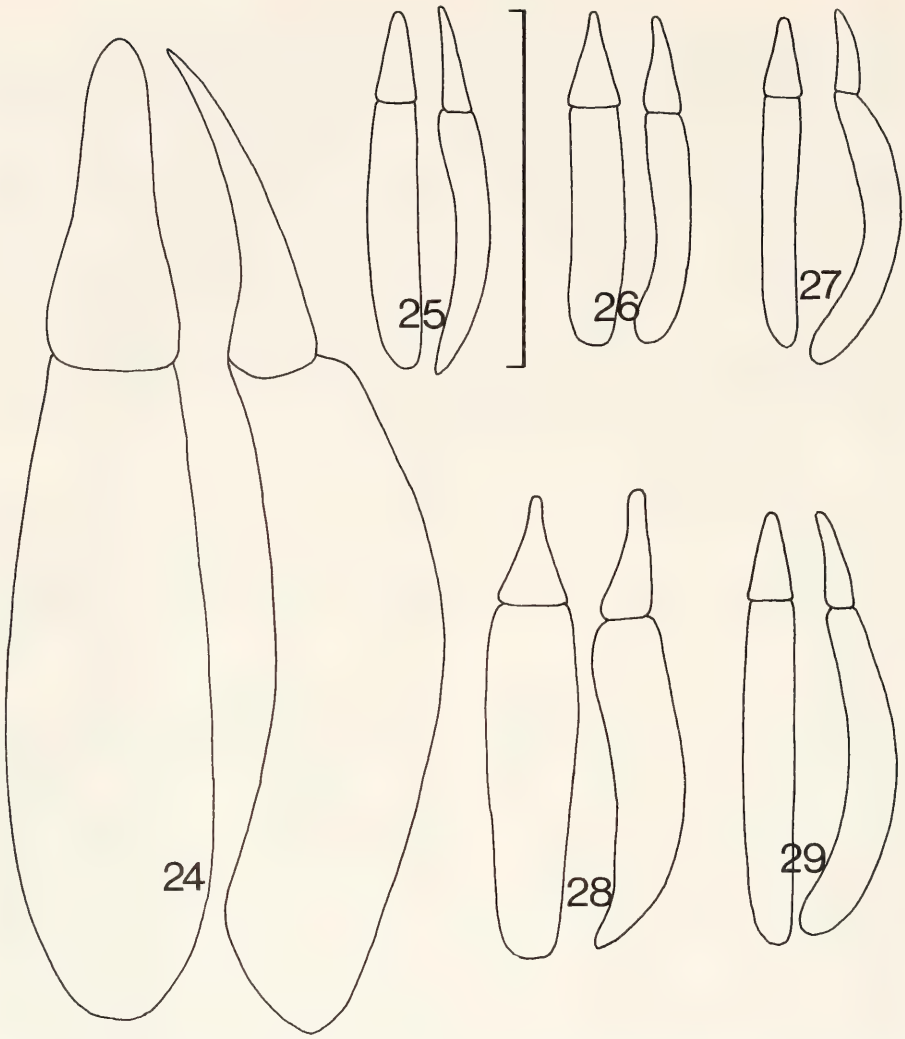


Abb. 24–29. Aedoeagus malayischer *Laena*-Arten, ventral (links) und lateral (rechts) (Maßstrich: 0.5 mm). – 24. *cameronica* n. sp., Gn. Jasar, Holotypus; – 25. *alexanderi* n. sp., Genting Highland, Holotypus; – 26. *taipingica* n. sp., Maxwell Hill, Holotypus; – 27. *brinchangensis* n. sp., Gn. Brinchang, Holotypus; – 28. *riedeli* n. sp., Gn. Jasar, Holotypus; – 29. *malakkaensis* n. sp., Gn. Jasar, Holotypus.

vereinzelter Punkte, nur 2–4 längere Borsten vorhanden; alle Seiten fein gerandet und glatt, Seitenrand manchmal ganz schwach wellig; Propleuren annähernd punktelos; Pronotum-Form Abb. 12. Elytren mit 10 Punktreihen, Punkte größer als die eventuell vorhandenen Punktspuren auf dem Pronotum; 2. Punktreihe mit 15–17 Punkten; Punkte ohne Borsten; Zwischenräume glänzend, vorne und an den Seiten mehr oder weniger deutlich gewölbt, ohne Borsten; 9. Zwischenraum mit 4 deutlich vorragenden Porenpunkten, ein zusätzlicher wenig vorragender Porenpunkt an den abgerundeten Schultern. Beine ohne Auszeichnungen. Aedoeagus Abb. 28. Körperlänge 3.2–4.0 mm.

3.11. *Laena taipingica* n. sp. (Abb. 9, 26)

Holotypus ♂: Malaysia, Taiping, Maxwell Hill, um 1200 m, 10. IV. 1990 leg. RIEDEL (SMNS).

Paratypen: Zusammen mit Holotypus, 5 Expl. (SMNS), 1 Expl. (TMB).

Derivatio nominis: Benannt nach der Stadt Taiping, in deren Nähe die Typenserie gefunden wurde.

Beschreibung: Kopfscheitel punktiert, Punkteabstand 2–4facher Punktdurchmesser, fast alle Punkte mit langer Borste. Augendurchmesser aus etwa 5 Facetten bestehend. Pronotum glänzend, wie der Kopf punktiert und beborstet; Seitenrand etwas wellig, in den Ausbuchtungen mit je 1 Borste; Seitenrand durch eine Furche abgesetzt; Propleuren ganz spärlich punktiert; Vorderrand ungerandet, Hinterrand ungerandet, aber durch eine Punktreihe etwas wulstig abgesetzt; Pronotum-Form Abb. 9. Elytren mit 10 Punktreihen, Punkte so groß wie auf dem Pronotum; 2. Punktreihe mit 15–18 Punkten; fast jeder Punkt mit einer Borste, die länger als der 3fache Punktdurchmesser ist; Zwischenräume glänzend, an den Seiten mehr oder weniger deutlich gewölbt, vereinzelt mit längeren Borsten; 9. Zwischenraum mit 4 nicht vorragenden Porenpunkten, ein zusätzlicher etwas vorragender Porenpunkt an den abgerundeten Schultern. Beine ohne Auszeichnungen. Aedoeagus Abb. 26. Körperlänge 2.6–3.5 mm.

4. Bestimmungstabelle der Arten

Die wichtigsten morfologischen Unterschiede der hier neu beschriebenen Arten werden als Bestimmungstabelle dargestellt, artliche Übereinstimmung innerhalb dieses isolierten Artenkreises aus Malaysia mit schon bekannten Arten etwa aus dem Himalaya oder aus Südchina besteht offensichtlich nicht.

1 Pronotum ohne Seitenrand, die Pronotum-Oberseite geht ohne Randung in die Propleuren über 2
— Pronotum mit abgesetztem Seitenrand, die Pronotum-Oberseite immer deutlich von den Propleuren geschieden 3

2 Pronotum gröber punktiert (Abb. 16), 2. Punktreihe auf den Elytren mit 16–18 Punkten (Abb. 16), Aedoeagus Abb. 21 . . . . . *jasarensis* n. sp.
— Pronotum feiner punktiert, 2. Punktreihe auf den Elytren mit 24–26 Punkten (keine REM-Abbildung), Aedoeagus Abb. 24 . . . . . *cameronica* n. sp.

3 Pronotum matt, ohne Punktierung (oder mit Spuren einiger weniger Punkte), Pronotum-Seitenrand glatt oder ganz schwach wellig (Abb. 12), Aedoeagus Abb. 28 *riedeli* n. sp.
— Pronotum glänzend, mit deutlicher Punktierung, Pronotum-Seitenrand deutlich gewellt (zum Beispiel Abb. 7–10) 4

4 Reihenpunkte der Elytren (nicht Zwischenräume!) mit je einer Borste, die deutlich länger als der 3fache Punktdurchmesser ist 5
— Reihenpunkte der Elytren ganz ohne Borsten oder höchstens mit je einer Mikroborste, die nicht viel länger als der Punktdurchmesser ist 8

5 Basalplatte des Aedoeagus etwa 2.5x so lang wie die Parameren (Abb. 26), Pronotum zur Basis viel stärker als zur Spitze verengt (Abb. 9) . . . . . *taipingica* n. sp.
— Basalplatte des Aedoeagus 4.0–4.5x länger als Parameren (Abb. 17–19, 29), Pronotum zur Basis nicht oder nur wenig stärker als zur Spitze verengt (Abb. 7, 10, 13) 6

6 Basalplatte des Aedoeagus 4.5x länger als Parameren (Abb. 17) . . . . *fraserensis* n. sp.
— Basalplatte des Aedoeagus 4.0x länger als Parameren (Abb. 18–19, 29) 7

7 Pronotum stärker gewölbt, Seitenrand schmal abgesetzt (Abb. 13), Porenpunkte im 9. Zwischenraum der Elytren deutlich vorragend (Abb. 13) . . . . *malakkaensis* n. sp.

— Pronotum flacher, Seitenrand breiter abgesetzt (Abb. 10), Porenpunkte im 9. Zwischenraum der Elytren nicht vorragend (Abb. 10) . . . . . ***berembanensis* n. sp.**

8 Schultern mit markantem deutlich vorragendem Porenpunkt, Schultern dadurch mehr oder weniger deutlich gezähnt (Abb. 8, 15) 9

— Schultern mit wenig oder nicht vorragendem Porenpunkt, Schultern dadurch abgerundet (Abb. 11, 14) 10

9 Reihenpunkte der Elytren mit Mikroborsten, Zwischenräume nur ganz vereinzelt mit längeren Borsten (Abb. 8), Pronotum fast rechteckig (Abb. 8), Aedoeagus Abb. 20 . . . . . ***gentingica* n. sp.**

— Reihenpunkte der Elytren völlig ohne Borsten, Zwischenräume mit zahlreichen längeren Borsten (Abb. 15), Pronotum rundlich (Abb. 15), Aedoeagus Abb. 27 . . . . . ***brinchangensis* n. sp.**

10 Reihenpunkte der Elytren mit Mikroborsten, Zwischenräume ganz vereinzelt mit längeren Borsten (Abb. 14), nur 4 Porenpunkte im 9. Zwischenraum der Elytren, Aedoeagus Abb. 25 . . . . . ***alexanderi* n. sp.**

— Reihenpunkte der Elytren völlig ohne Borsten, Zwischenräume ebenfalls ohne Borsten (Abb. 11), neben den Porenpunkten im 9. Zwischenraum der Elytren zusätzlich 4 Porenpunkte im 7. Zwischenraum hinter der Schulter, Aedoeagus Abb. 22–23 . . . . . ***malaysica* n. sp.**

5. Zoogeografie

Das Verbreitungsgebiet der Gattung *Laena* Latreille erstreckt sich von Südost-Europa über Kleinasien, Libanon, den Kaukasus, das iranische Elbrusgebirge und die mittelasiatischen Gebirge bis in den gesamten Himalaya und nach Südchina und Japan. Von der Malayischen Halbinsel kannte man die Gattung bisher nicht.

Die mit Abstand artenreichste Region innerhalb des Gesamtareals bilden die Gebirgsketten des Himalaya. So kennt man allein aus dem zentralen Himalaya (Nepal) 44 Arten (letzte Zusammenfassung in Kaszab 1977); vermutlich nur ein Bruchteil der wirklich existierenden. Unklar ist, ob die ursprüngliche Besiedlung des Himalaya durch eine oder mehrere Stammarten von Osten (himalayanische Subregion, Martens 1979) und/oder von Westen ausgegangen ist. Diese präglazialen Einwanderer haben sich dann durch die lokalen Bedingungen in den zahlreichen Mikrohabitaten der Gebirge – nicht nur im Himalaya, sondern zum Beispiel auch im Kaukasus – vor Ort zu der heutigen Artenfülle differenziert. Flügellosigkeit und andere Faktoren erlauben diesen Neoendemiten keine wesentliche Ausbreitung mehr, weshalb sie heute auf kleine Areale beschränkt sind.

Auch für die Malayische Halbinsel kann man ein frühe Immigration mindestens einer Stammart von Norden über die burmesischen Berge und den Isthmus von Kra annehmen, die sich dann durch Zergliederung und Isolierung der innermalayischen Berge in den hier beschriebenen Artenschwarm differenzierte. Zwischen der Artenfülle im Himalaya und den Neunachweisen in Malaysia sind nur ganz vereinzelte *Laena*-Funde bekannt, so aus Burma *bicolor* Schuster 1926 und aus Thailand *siamica* Kaszab 1973 und *thailandica* Kaszab & Chûjô 1966. Diese Arten scheinen mit den malayischen Funden aber nicht näher verwandt, so besitzt beispielsweise *siamica* gezähnte Schenkel, was für eine ganz andere Entwicklungslinie spricht. Vielleicht würde eine gezielte Exploration in Burma und Thailand weitere Arten entdecken, vielleicht sind die Arten aber wegen Abholzung der entsprechenden Wälder dort schon ausgestorben. Daß eine solche Einwanderung von eher paläarktisch geprägten Elementen generell möglich ist, zeigt beispielsweise auch die Pflanzengattung *Rho-*

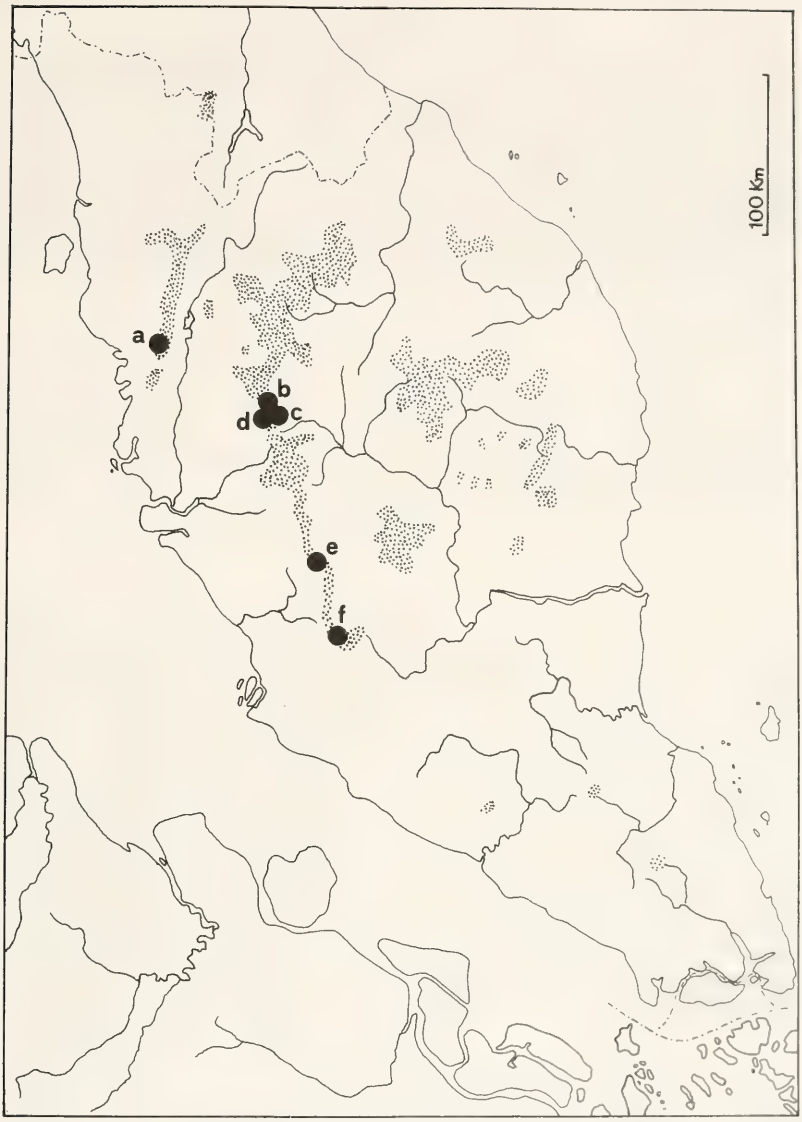


Abb. 30. Fundorte von *Laena*-Arten auf der Malayischen Halbinsel; Bergland über 1000 m punktiert. – *a.* Maxwell Hill (*malaysica* n. sp., *taipingica* n. sp.); – *b.* Cameron-Brinchang (*brinchangensis* n. sp., *jasarensis* n. sp., *riedeli* n. sp.); – *c.* Cameron-Beremban (*berembanensis* n. sp., *cameronica* n. sp., *jasarensis* n. sp., *malakkaensis* n. sp., *malaysica* n. sp., *riedeli* n. sp.); – *d.* Cameron-Jasar (*berembanensis* n. sp., *cameronica* n. sp., *jasarensis* n. sp., *malakkaensis* n. sp., *riedeli* n. sp.); – *e.* Fraser's Hill (*fraserensis* n. sp.); – *f.* Genting Highland (*alexanderi* n. sp., *gentingica* n. sp., *malakkaensis* n. sp.).

dodendron, von der in den malayischen Bergen ebenfalls mehrere Arten vorkommen und deren Stammart(en) mit hoher Wahrscheinlichkeit aus der himalayanischen Subregion, aus der Bergwelt der meridionalen Stromfurchen in Sichuan und Yunnan, eingewandert ist/sind.

6. Literatur

KASZAB, Z. (1977): Tenebrionidae der Nepal-Expeditionen von Dr. J. MARTENS (1969–1974) (Insecta: Coleoptera). – Senckenberg. biol., **57**: 241–283; Frankfurt a. M.

MARTENS, J. (1979): Die Fauna des Nepal-Himalaya – Entstehung und Erforschung. – Natur Mus., Frankf., **109**: 221–243; Frankfurt a. M.

SCHUSTER, A. (1916): Monographie der Coleopterengattung *Laena* Latreille. – Verh. zool.-bot. Ges., Wien, **66**: 495–629; Wien.

– (1926): Bestimmungstabelle der *Laena*-Arten aus dem Himalaya und den angrenzenden Gebieten. Mit Beschreibungen neuer Arten . – Koleopt. Rdsch., **12**: 31–54; Wien.

– (1935): Neue *Laena*-Arten aus dem Himalaya (Col., Fam. Tenebrionidae). – Ann. Mag. nat. Hist., (Ser. 10) **16**: 437–466; London.

Anschrift des Verfassers:

Dr. WOLFGANG SCHAWALLER, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

132
H

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 524	30 S.	Stuttgart, 20. 6. 1995

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Types in the Fish Collection of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. Part 3. Types of Fishes described in 1850–1994

By Ronald Fricke, Stuttgart

Summary

The third part of a catalogue of types stored in the fish collection of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart includes type specimens of species described in 1850–1994, other than species described by P. Bleeker and C. B. Klunzinger. This part is dealing with types of Agassiz (1850), Agassiz in Putnam (1863), Banarescu (1953), Bath (1990a, 1990b, 1992), Brauer (1902, 1905, 1906), Chabanaud (1931), Fricke (1990, 1992a, 1993a, 1993b, 1994), Fricke & Brownell (1993), Fricke & Koch (1990), Fricke & Lee (1993), Fricke & Randall (1992), Fricke & Roberts (1993), Garman (1881), Günther (1859, 1860), Kessler (1870, 1872, 1874), Krauss (1882), Krøyer in Lütken (1874), Lortet (1878), Lütken (1875), McCulloch (1911), Ogilby (1898), Pappenheim (1911, 1913), Popta (1908, 1911), Reinhardt in Lütken (1874, 1875), Springer & Williams (1994), Steindachner (1870, 1879a, 1879b, 1879c, 1880, 1910), Veesenmayer (1884), Weber (1917), Whitley (1929, 1931), and Wirtz & Bath (1982, 1989).

At present, the fish collection contains a total of 663 type specimens, i. e. **60 holotypes, 362 syntypes, 15 paralectotypes** and **226 paratypes**, belonging to 242 nominal species out of 100 families.

Key words: Pisces; Type catalogue; Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart.

Zusammenfassung

Der dritte Teil eines Typenkatalogs der Fischsammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart behandelt Typen aus den Jahren 1850–1994, mit Ausnahme der von P. Bleeker und C. B. Klunzinger beschriebenen Arten. Dieser Teil enthält Typen von Agassiz (1850), Agassiz in Putnam (1863), Banarescu (1953), Bath (1990a, 1990b, 1992), Brauer (1902, 1905, 1906), Chabanaud (1931), Fricke (1990, 1992a, 1993a, 1993b, 1994), Fricke & Brownell (1993), Fricke & Koch (1990), Fricke & Lee (1993), Fricke & Randall (1992), Fricke & Roberts (1993), Garman (1881), Günther 1859, 1860), Kessler (1870, 1872, 1874), Krauss (1882), Krøyer in Lütken (1874), Lortet (1878), Lütken (1875), McCulloch (1911), Ogilby (1898), Pappenheim (1911, 1913), Popta (1908, 1911), Reinhardt in Lütken (1874, 1875), Springer & Williams (1994), Steindachner (1870, 1879a, 1879b, 1879c, 1880, 1910), Veesenmayer (1884), Weber (1917), Whitley (1929, 1931) und Wirtz & Bath (1982, 1989).

Die Fischsammlung des SMNS enthält heute die Typen von 242 nominellen Arten aus 100 Familien, insgesamt 663 Exemplare, darunter **60 Holotypen, 362 Syntypen, 15 Paralektotypen** und **226 Paratypen**.

Contents

1. Introduction 2
2. Methods 3
3. Abbreviations and depositories 3
4. Type catalogue 4
Anostomidae 4, – Aplocheilidae 4, – Auchenipteridae 4, – Bagridae 5, – Blenniidae 5, – Callichthyidae 6, – Callionymidae 6, – Channidae 8, – Characidae 8, – Cichlidae 9, – Clupeidae 10, – Curimatidae 10, – Cyprinidae 10, – Cyprinodontidae 12, – Draconettidae 12, – Eleotrididae 12, – Engraulididae 13, – Etheostomatidae 13, – Gerreidae 13, – Gobiidae 14, – Gonostomatidae 14, – Kyphosidae 15, – Latridae 15, – Leiognathidae 16, – Leptobramidae 16, – Loricariidae 16, – Myctophidae 16, – Nototheniidae 16, – Pempherididae 17, – Percidae 17, – Percopsidae 17, – Petromyzontidae 17, – Pimelodidae 17, – Pomacentridae 18, – Pseudochromidae 18, – Rajidae 18, – Sciaenidae 18, – Soleidae 18, – Squalidae 19, – Trichomycteridae 19, – Tripterygiidae 19, – Zoarcidae 22.
5. Acknowledgments 22
6. References 27
7. Index 27

1. Introduction

The present paper is the third part of a type catalogue of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. The first part listed Bleeker collections from Indonesia (Fricke, 1991b), and gave an introduction to the history of the Stuttgart fish collection. The second part was dealing with types described by C. B. Klunzinger (Fricke, 1992b). This third part comprises other type materials with original descriptions published in 1850–1994.

From 1869–1872 and 1875–1884, C. B. Klunzinger was performing scientific research at the Stuttgart museum, part of the period paid as a technician. The main Klunzinger collection is deposited in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Fricke, 1992b). However, Klunzinger donated some of his Red Sea materials to foreign museums. In exchange, he received types from MCZ (Cambridge, Massachusetts, U.S.A.) (Agassiz, 1850; Agassiz in Putnam, 1863; Garman, 1881), from MGHN (Lyon) (Lortet, 1878), from NMW (Wien) (Steindachner, 1870, 1879a, 1879c, 1880, 1910), from ZISP (St. Petersburg) (Kessler, 1870, 1872, 1874), from ZMUC (Copenhagen) (Krøyer in Lütken, 1874; Reinhardt in Lütken, 1874; Lütken, 1875; Reinhardt in Lütken, 1875). Researchers visiting the museum described new species based on material in the collections (Chabanaud, 1931; Döderlein, MS; Popta, 1908, 1911; Steindachner, 1879b). Several new species were subsequently based on Klunzinger's illustrations and descriptions (McCulloch, 1911; Ogilby, 1898; Weber, 1917; Whitley, 1929, 1931).

The Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart also received type materials from A. Günther (BMNH, London) (species described by Günther, 1859, 1860), in exchange for specimens of German freshwater fishes taken by Günther to London. Further material was distributed by ZMB (Berlin) to various German museums, including SMNS (species described by Brauer, 1902, 1905, 1906; Pappenheim, 1911, 1913).

The private collection of R. Fricke was received in 1988; it contained types of callionymid fishes. In 1991 and 1992, the private collection of P. Wirtz (Funchal, Madeira) was acquired, including types of species described by Bath (1990a, 1990b)

and WIRTZ & BATH (1982, 1989). Further type specimens were donated by H. BATH, Pirmasens (species described by BATH, 1992).

Several new species were described by scientific personnel of the museum and affiliated institutions, additional to KLUNZINGER's descriptions (see FRICKE, 1992b). The respective publications include KRAUSS (1882), VEESENMAYER (1884), FRICKE (1990, 1992a, 1993a, 1993b, 1994), FRICKE & BROWNELL (1993), FRICKE & KOCH (1990), FRICKE & LEE (1993), FRICKE & RANDALL (1992), and FRICKE & ROBERTS (1993).

Together with the type materials described by FRICKE (1991b, 1992b), the fish type collection of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart at present contains a total of 663 specimens, i. e. **60 holotypes, 362 syntypes, 15 paralectotypes** and **226 paratypes**, out of 100 families of fishes.

2. Methods

Methods follow those of FRICKE (1991b, 1992b). The old SMNS specimen labels were mostly handwritten by C. B. KLUNZINGER in 1869–1884, who used the systematics of GÜNTHER's catalogues of the fishes in the British Museum (GÜNTHER, 1859, 1860–1870, 1861).

In the type section, the original combination of names is given first, together with a reference to the original description, type locality, and specimen size(s). It is followed by an actual name for the species, usually with a reference. Then, type status, catalogue number, old catalogue number, number of specimens, size of specimens, locality, collector, and catalogue entry date or date of collection are added. Type specimens are measured. Further comments include lists of type specimens in other collections (as far as known). The families are arranged alphabetically; the family systematics follows NELSON (1984).

3. Abbreviations and depositories

Abbreviations

+	(after total length, e. g. "345+ mm TL"): in cases when the caudal fin of the specimen is broken, the total length given is smaller than the original total length; the plus sign indicates the wanting part;
?	(in synonymies): status in question;
ID	Identification by . . .;
MS	Manuscript;
SL	Standard length, measured from the mid of the upper lip to mid of caudal fin base;
TL	Total length, measured from the mid of the upper lip to end of caudal fin;
uncat.	uncatalogized.

Depositories

AMS	The Australian Museum, Sydney;
BKNU	Kunsan National University, Department of Biology, Kunsan, Korea;
BMN	Bergen Museum, Bergen, Norway;
BMNH	Natural History Museum, London [formerly British Museum (Natural History)];
BPBM	Bernice P. Bishop Museum, Honolulu;
CAS	California Academy of Sciences, San Francisco;
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard College, Cambridge, Massachusetts, USA;
MGHN	Musée Guimet d'Histoire Naturelle, Lyon;
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris;
NMB	Staatliches Naturhistorisches Museum, Braunschweig;
NMNZ	Museum of New Zealand Te Papa Tongarewa, Wellington (formerly Dominion Museum; National Museum of New Zealand);

NMW Naturhistorisches Museum, Wien;
NSMT-P National Science Museum, Tokyo;
NTM Northern Territory Museum of Arts and Sciences, Darwin;
RMNH Nationaal Naturhistorisch Museum, Leiden (formerly Rijksmuseum van Natuurlijke Historie);
ROM Royal Ontario Museum, Toronto;
RUSI Rhodes University, J. L. B. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown, South Africa;
SMF Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt/Main;
SMNS Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart;
SW Sammlung Peter Wirtz, formerly Freiburg, now in SMNS, Stuttgart;
USNM National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D. C.;
WAM Western Australian Museum, Perth;
ZISP Zoological Institute, Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia;
ZMA Zoological Museum, University of Amsterdam;
ZMB Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin;
ZMH Zoologisches Museum und Zoologisches Institut der Universität Hamburg;
ZMMU Zoological Museum, Moscow State University;
ZMUC Zoologisk Museum, København.

4. Type catalogue

Anostomidae

Leporinus reinhardti Lütken, 1875: 129 (Hab. in flumine Rio das Velhas nec non in lacu Lagoa Santa).
Valid (Géry, 1977: 163).
Syntype: **SMNS 2040**, 1 specimen, 111.3 mm SL, 136.1 mm TL – Brazil, State of Minas Gerais, Rio das Velhas, near Lagoa Santa, 19°38′S 43°53′W – Reinhardt, J. – Inv. date: Jan. 1876.
Further type material: ZMUC 123, 126, 128, 131 (4 syntypes).

Leporinus taeniatus Reinhardt in Lütken, 1875: 129–130 (Hab. in flumine Rio das Velhas et affluentibus).
Valid (Géry, 1977: 167).
Syntype: **SMNS 2041**, 1 specimen, 138.7 mm SL, 170.8 mm TL – Brazil, State of Minas Gerais, Rio das Velhas, at Lagoa Santa, 19°38′S 43°53′W – Reinhardt, J. – Inv. date: Jan. 1876.
Further type material: ZMUC 132, 133, 139, 143, 150 (5 syntypes).

Aplocheilidae

Aplocheilus blockii (Arnold, 1911): Berkenkamp & Etzel, 1986: 58–60.
Valid (Berkenkamp & Etzel, 1986: 58).
Paraneotypes: **SMNS 4912**, 2 specimens, 23.8–31.0 mm SL, 30.7–38.3 mm TL – India, Cochin – Gerstner – Inv. date: 1911.

Auchenipteridae

Auchenipterus lacustris Reinhardt in Lütken, 1874: 30–31 (Hab. in flumine Rio das Velhas et in lacu Lagoa Santa dicto).
Syntype: SMNS 2051, 1 specimen – Brazil, State of Minas Gerais, Rio das Velhas, at Lagoa Santa, 19°38′S 43°53′W – Reinhardt, J. – Inv. date: Jan. 1876 (**not found**; probably lost).
Further type material: ZMUC 91, 92, 93, 97 (4 syntypes).

Bagridae

Pseudobagrus wittenburgii Popta, 1911: 335–339, 1 fig. (Blagoweschtensk a. Amur, 25. V. 1908).
= *Pseudobagrus fulvidraco* (Richardson, 1845) (Berg, 1964: 477).
Syntypes: **SMNS 4390**, 2 specimens, 101–123 mm SL, 129–146 mm TL – Russia, Amur, at Blagoweschtensk (Blagovescensk), 50°17′N 127°32′E – v. Wittenburg, P. – 25 May 1908.

Blenniidae

Istiblennius spilotus Springer & Williams, 1994: 155–158, figs 52–54 (Pakistan, tidepools at Boleji Point, Karachi; Western Indian Ocean from Gulf of Oman south to northern South Africa).
Paratype: **SMNS 13136**, 1 specimen – Kenya, Malindi, 3°13′N 40°07′E – Wirtz, P. – July 1978.
Further type material: USNM 220913 (holotype), BMNH 1888.12.29.150–153 (4 paratypes), BMNH 1899.12.29.30–39 (10 paratypes), BPBM 21353 (4 paratypes), CAS 35597 (11 paratypes), RUSI 8648 (3 paratypes), USNM 199617 (2 paratypes), USNM 217331 (4 paratypes), USNM 296450 (3 paratypes), USNM 296451 (5 paratypes), USNM 296463 (3 paratypes), USNM 296465 (1 paratype), USNM 296470 (3 paratypes), USNM 296479 (4 paratypes), USNM 325131 (7 paratypes).

Lipophrys bauchotae Wirtz & Bath, 1982: 226–231, figs. 1–2 (Cameroon).
Paratype: **SMNS 13123** (ex SW 321), 1 specimen, 27.9 mm SL, 33.0 mm TL – Cameroon, Bay of Victoria, Snake Island, 4°1′N 9°12′E – Wirtz, P. – Coll. date: Dec. 1979.

Lipophrys caboverdensis Wirtz & Bath, 1989: 15–26, figs. 1–13 (Cape Verde Islands).
Paratypes: **SMNS 13124** (ex SW 447), 4 specimens, 17.7 mm, 21.0 mm, 25.0 mm, 29.9 mm SL, 20.7 mm, 24.4 mm, 29.1 mm, 34.8 mm TL – Cape Verde Islands, Sal Island, Murdeira Bay, 16°45′N 22°55′W – Wirtz, P. – Coll. date: Apr. 1986.
SMNS 13125 (ex SW 451), 6 specimens, 13.7 mm, 15.5 mm, 17.1 mm, 18.4 mm, 19.8 mm, 21.5 mm SL, 16.4 mm, 19.0 mm, 20.4 mm, 22.4 mm, 23.3 mm, 25.1 mm TL – Cape Verde Islands, Santiago Island, Praia, 14°55′N 23°31′W – Wirtz, P. – Coll. date: Apr. 1986.
SMNS 13126 (ex SW 442), 5 specimens, 20.2 mm, 21.9 mm, 22.2 mm, 22.7 mm, 23.2 mm SL, 23.7 mm, 25.8 mm, 26.0 mm, 27.0 mm, 27.3 mm TL – Cape Verde Islands, Sal Island, 1 km N Palmeira, 16°46′20″N 22°59′W – Wirtz, P. – Coll. date: Apr. 1986.

Parablennius dialloi Bath, 1990a: 42–48, figs. 37–42 (Senegal).
Paratypes: **SMNS 13120** (ex SW 394), 1 specimen, 44.8 mm SL, 51.2 mm TL – Senegal, Pointe Senti, Joal, 14°10′N 16°51′W – IFAN (Institut Français d'Afrique Noire) – Coll. date: 20–21 July 1955.
SMNS 13121 (ex SW 468), 1 specimen, 44.2 mm SL, 50.9 mm TL – same data as SMNS 13120.

Parablennius salensis Bath, 1990a: 29–35, figs. 17–23 (Cape Verde Islands).
Paratypes: **SMNS 13116** (ex SW 445), 2 specimens, 40.1 mm and 48.8 mm SL, 47.6 mm and 58.3 mm TL – Cape Verde Islands, Sal Island, Murdeira Bay, 16°45′N 22°55′W – Wirtz, P. – Coll. date: Apr. 1986.
SMNS 13117 (ex SW 443), 1 specimen, 36.0 mm SL, 42.4 mm TL – Cape Verde Islands, Sal Island, Palmeira, 16°46′N 22°59′W – Wirtz, P. – Coll. date: Apr. 1986.
SMNS 13118 (ex SW 448), 1 specimen, 34.5 mm SL, 40.9 mm TL – Cape Verde Islands, Santiago Is., Tarrafal, 15°17′N 23°46′W – Wirtz, P. – Coll. date: Apr. 1986.

Parablennius sierraensis Bath, 1990a: 35–40, figs. 26–31 (Sierra Leone).
Paratypes: **SMNS 13119** (ex SW 386), 4 specimens, 22.1 mm, 23.1 mm, 25.5 mm, 29.5 mm SL,

26.6 mm, 26.6 mm, 30.2 mm, 35.6 mm TL – Sierra Leone, Cape Sierra, 8°28′N 13°26′W – Wirtz, P. – Coll. date: Feb. 1983.

Praealticus labrovittatus Bath, 1992: 256–261, figs. 20–30, 46 a-f (Palau- und Marianen-Inseln).
Paratypes: **SMNS 14315**, 8 specimens, 25.5 mm, 32.0 mm, 32.1 mm, 33.3 mm, 35.4 mm, 39.0 mm, 39.1 mm, 47.5 mm SL, 30.7 mm, 38.4 mm, 38.9 mm, 40.9 mm, 42.6 mm, 47.1 mm, 47.2 mm, 56.9 mm TL – Northern Marianas Islands, Rugusa Beach, Pagan Island – Larson, H. & Powell, S. – 8 Apr. 1971.

Scartella caboverdiana Bath, 1990b: 397–401, figs. 1–3 (Cape Verde Islands).
Paratypes: **SMNS 13122** (ex SW 439), 12 specimens, 24.7 mm, 24.9 mm, 25.2 mm, 25.4 mm, 25.7 mm, 27.0 mm, 27.2 mm, 27.4 mm, 28.0 mm, 28.1 mm, 28.1 mm, 29.5 mm SL, 30.2 mm, 30.4 mm, 30.8 mm, 31.2 mm, 31.9 mm, 32.5 mm, 33.0 mm, 33.6 mm, 33.7 mm, 34.1 mm, 34.4 mm, 35.9 mm TL – Cape Verde Islands, Sal Island, Palmeira, 16°46′N 22°59′W – Wirtz, P. – Coll. date: Apr. 1986.
SMNS 13524 (ex SW 439), 3 specimens – Cape Verde Islands, Sal Island, 1 km N Palmeira, 46°45′30″N 22°59′W – Wirtz, P. – Coll. date: Mar. 1986.

Callichthyidae

Corydoras ehrhardti Steindachner, 1910: 60–61.
Valid (Nijssen & Isbrücker, 1980: 205).
Paralectotypes: **SMNS 4524**, 2 specimens, 44 and 47 mm SL, 58 and 60 mm TL – Brazil, Itapocu (Rio Itajai), "Gebirgsflüsse" – Ehrhardt, W. – 1909 (inv. date: 1912).
Further type material: NMW 61104 (lectotype), BMNH 1910.3.17:1 (1 paralectotype), NMW 46711 (6 paralectotypes), NMW 46713 (6 paralectotypes), NMW 46716 (31 paralectotypes), NMW 46718 (13 paralectotypes), ZMA 110470 (5 paralectotypes).
Remarks: Lectotype designation by Nijssen & Isbrücker, 1980: 205.

Callionymidae

Callionymus colini Fricke, 1993a: 2–4, fig. 1 (Papua New Guinea, Port Moresby, Horseshoe Barrier Reef, 9°30′S 147°10′E, 26 m).
Holotype: **SMNS 12260**, 1 male, 23.5 mm SL – Papua New Guinea, Port Moresby, Horseshoe (barrier) reef, 9°30′S 147°10′E, 26 m depth – Colin, P. – 27 Apr. 1987.
Paratype: **SMNS 12261**, 1 female, 25.2 mm SL (same data as holotype).
SMNS 12263, 2 females, 12.9–23.8 mm SL (same locality as holotype) – Colin, P. – 26 Apr. 1987.
Further type material: BPBM 34754 (2 paratypes).

Callionymus curvispinis Fricke & Brownell, 1993: 2–4, fig. 1 (Japan, Izu Islands, Miyake-jima: Igaya Bay, 16–18 m).
Paratypes: **SMNS 12078**, 1 male, 40.3 mm SL – Japan, Izu Islands, Miyake-jima, Igaya Bay, 34°05′N 139°32′E, coarse sand and rubble, 16 m depth – Zaiser, M. J. & Moyer, J. T. – 18 Aug. 1984.
SMNS 12079, 1 male (45.2 mm SL) and 1 female (29.2 mm SL) (same locality as SMNS 12078), coarse sand and algae, 17 m depth – Moyer J. T., Yoshikawa, T. & Asoh, K. – 19 Aug. 1984.
Further type material: NSMT–P 35106 (holotype), NSMT–P 35107 (1 paratype), NSMT–P 35108 (1 paratype), NSMT–P 35109 (1 paratype), NSMT–P 35110 (2 paratypes), NSMT–P 35111 (1 paratype).

Callionymus gardineri rivatoni Fricke, 1993b: 365–368, fig. 1 (New Caledonia; trawled at depths of 15–110 m).
Paratypes: **SMNS 12271**, 1 male, 35.0 mm SL – New Caledonia, Ile de Sable, ca. 425 km NW Nouméa, 19°37′18″S 163°52′24″E, 37–38 m depth – R/V "Alis" – 26 Oct. 1989.

SMNS 12272, 1 female, 33.5 mm SL – New Caledonia, 30 km SW Ile de Pins, ca. 100 km SE Nouméa, 22°31′48″S 167°07′30″E, 67–71 m depth – R/V "Vauban" – 21 Jan. 1985.
Further type material: Holotype: MNHN 1993–120. – Paratypes: MNHN 1993–119 (1).

Callionymus leucopoecilus Fricke & Lee, 1993: 275–279, fig. 1 (Korea, Uen-dong, Kunsan-shi, Chollabuk-do, 35°51′N 126°40′E).
Holotype: **SMNS 10100**, male, 84.1 mm SL – South Korea, W coast, Kunsan-shi, Uen-dong, 35°51′N 126°40′E – Lee C.-L. – 10 Oct. 1989.
Further type material: BKNU 331 (1 paratype).

Callionymus persicus izuensis Fricke & Brownell, 1993: 4–7, fig. 2 (Japan, Izu Islands, Miyake-jima: Igaya Bay, 16–18 m).
Paratypes: **SMNS 11569**, 1 spec., 15.5 mm SL – Japan, Izu Islands, Miyake-jima, Igaya Bay, 34°05′N 139°32′E, 16 m depth – Zaiser, M. J. & Moyer, J. T. – 18 Sep. 1983.
SMNS 11570, 1 female, 42.8 mm SL (same locality as SMNS 11569), 17 m depth – Zaiser, M. J. & Moyer, J. T. – 17 Aug. 1984.
SMNS 11571, 1 male, 43.2 mm SL (same locality as SMNS 11569), 17 m depth – Zaiser, M. J. & Moyer, J. T. – 16 Aug. 1984.
Further type material: NSMT–P 35099 (holotype), NSMT–P 35100 (1 paratype), NSMT–P 35101 (1 paratype), NSMT–P 35102 (2 paratypes), NSMT–P 35103 (1 paratype), NSMT–P 35104 (1 paratype), NSMT–P 35105 (1 paratype).

Callionymus superbus Fricke, 1983: 442–448, fig. 131 (Indonesia).
Paratype: **SMNS 8561**, 1 male, 88.2 mm SL – Indonesia, Bali, Djimbaran Beach, 8°46′S 115°11′E, 6–10 m depth – Gloerfelt-Tarp, T. – Coll. date: 8 Aug. 1982.
Further type material: RMNH 6219 (holotype), RMNH 28787 (4 paratypes), ZMB 12482 (1 paratype).
Remarks: The original catalogue number of SMNS 8561 was SF P509–1983–018 (Sammlung Fricke).

Callionymus tethys Fricke, 1993b: 369–371, fig. 2 (New Caledonia and Loyalty Islands; depths of 10–53 m).
Paratypes: **SMNS 12266**, 1 female, 36.0 mm SL – New Caledonia, NE coast, off Cap Baye, 21°01′36″S 165°34′42″E, 32–33 m depth – R/V "Vauban" – 9 Jan. 1987.
SMNS 12267, 2 males, 44.2–60.2 mm SL – New Caledonia, submarine bank ca. 500 km WNW Nouméa, 20°38′12″S 162°44′12″E, 23–24 m depth – R/V "Vauban", 13 Jan. 1987.
SMNS 12268, 1 female, 43.2 mm SL – (same locality as SMNS 12267), 22°18′30″S 166°13′48″E, 10 m depth – R/V "Vauban" – 25 May 1984.
SMNS 12269, 4 males, 16.3–28.0 mm SL – New Caledonia, 30 km W Ile Pott, ca. 420 km NW Nouméa, 19°27′18″S 163°16′18″E, 48 m depth – R/V "Alis" – 31 Oct. 1989.
Further type material: Holotype: MNHN 1993–136. – Paratypes: MNHN 1993–000 (1), 1993–124 (1), 1993–125 (1), 1993–126 (1), 1993–127 (1), 1993–128 (1), 1993–129 (1), 1993–130 (1), 1993–131 (1), 1993–132 (1), 1993–133 (1), 1993–134 (1), 1993–135 (1), 1993–136 (1).

Synchiropus claudiae Fricke, 1990: 2–9, fig. 1 (Papua New Guinea and Solomon Islands).
Holotype: **SMNS 9048**, male, 16.8 mm SL – Papua New Guinea, Madang, barrier reef, 5°15′S 145°50′E, 5 m depth – Colin, P. – Coll. date: 19 Oct. 1986.
Paratypes: **SMNS 8466**, 1 male, 17.4 mm SL – Papua New Guinea, Port Moresby, Baracao Reef, 9°30′S 147°10′E, 10 m depth – Colin, P. – Coll. date: 22 Mar. 1987.
SMNS 8479, 1 female, 16.3 mm SL – (same locality as SMNS 8466), 8 m depth – Colin, P. – Coll. date: 7 Mar. 1987.
SMNS 9049, 1 male, 16.0 mm SL, and 1 female, 13.0 mm SL – (same data as holotype).
Further type material: BPBM 16113 (1 paratype).

Synchiropus kuiteri Fricke, 1992c: 82–83, figs 1–2 (Flores, Indonesia; sand bottom, 4 m depth).
Holotype: **SMNS 12825**, male, 8.4 mm SL – Bay of Maumere, 10 km E Maumere, Flores Island, Nusa Tenggara, Indonesia, 8°38′00″S 122°18′38″E, sand bottom, 4 m depth – Kuiter, R. H. – 29 May 1991.

Synchiropus novaecaledoniae Fricke, 1993b: 372–374, fig. 3 (New Caledonia; depths of 225–280 m, on the submarine ridge SE of the Ile des Pins).
Paratypes: **SMNS 12539**, 1 female, 33.1 mm SL – New Caledonia, submarine bank 210 km SE Nouméa, 22°21′12″S 168°04′54″E, 225–270 m depth – R/V "Alis" – 14 Sept. 1989.
SMNS 12540, 2 females, 33.7–35.0 mm SL – New Caledonia, submarine bank 255 km SE Nouméa, 23°41′12″S 168°00′30″E, 240–280 m depth – R/V "Alis" – 7 Sept. 1989.
Further type material: Holotype: MNHN 1993–140. – Paratypes: MNHN 1993–138 (1), 1993–139 (1).

Channidae

Ophiocephalus africanus Steindachner, 1879b: 15–16 (1 spec., 18 cm TL; Lagos, Mus. Stuttgart).
= *Parachanna africana* (Steindachner, 1879) (Teugels, Breine & Thys van den Audenaerde in Daget et alii, 1986: 288).
Holotype: **SMNS 1491**, 148.4 mm SL, 179.5 mm TL – Nigeria, Lagos, 6°27′N 3°24′E – Mann, A. – Inv. date: Mar. 1868.
Remarks: Two additional specimens out of SMNS 1491, now registered as SMNS 12824, cannot be considered as types, as Steindachner only mentioned the 18 cm TL specimen as the type of the species.

Characidae

Brycon dentex Günther, 1860: 240 (Esmeraldas, Ecuador).
Valid (Howes, 1982: 21).
Syntype: **SMNS 762**, 1 specimen, 158.0 mm SL, 181.9 mm TL – Ecuador, Esmeraldas, 0°59′N 79°42′W – Fraser, A. – Inv. date: May 1860.
Further type material: BMNH 1860.6.15: 156–159 (4 syntypes).

Brycon reinhardtii Lütken, 1875: 134–135 (Hab. in flumine Rio das Velhas).
Valid (Howes, 1982: 42).
Syntype: **SMNS 2049**, 1 specimen, 129 mm SL, 159 mm TL – Brazil, State of Minas Gerais, Rio das Velhas, approx. 17°13′S 44°49′E – Lütken, C. F. – Inv. date: Jan. 1876.
Further type material: BMNH 1876.1.10: 36 (1 syntype); – ZMUC 216 (1 syntype), ZMUC 222 (1 syntype), ZMUC 224–225 (2 syntypes).

Serrasalmo brandtii Reinhardt in Lütken, 1875: 137 (Hab. in lacu Lagoa Santa qui dicitur, nec non in rivulis vicinis).
= *Serrasalmus brandtii* Reinhardt in Lütken, 1875 (Géry, 1977: 286).
Syntypes: **SMNS 2043**, 2 specimens, 66.2 mm and 86.0 mm SL, 76.3 mm and 102.1 mm TL – Brazil, State of Minas Gerais, Rio das Velhas, at Lagoa Santa, 19°38′S 43°53′W – Reinhardt, J. – Inv. date: Jan. 1876.
Further type material: ZMUC 268, 269, 273, 276a, 278, 279, 280, 290, 295, 297 (10 syntypes).

Tetragonopterus caucanus Steindachner, 1880a: 189 (Cauca).
= *Astyanax caucanus* (Steindachner, 1880).
Syntypes: **SMNS 2833**, 2 spec., 62.9 and 63.1 mm SL, 76.7+ and 78.9 mm TL – Colombia, Rio Cauca, at Caceres, 7°35′N 75°20′W – Steindachner F. – Inv. date: June 1880.
Further type material: NMW 57372 (2 syntypes), NMW 57373 (3 syntypes), NMW 57334 (2 syntypes), NMW 57375 (2 syntypes), NMW 57376 (2 syntypes); – ZMUC 993 (1 syntype).

Tetragonopterus gracilis Reinhardt in Lütken, 1875: 133 (Hab. in lacu Lagoa Santa dicto).
= *Hemigrammus gracilis* (Reinhardt in Lütken, 1875) (Géry, 1977: 459).
Syntypes: **SMNS 2047**, 4 specimens, 21.2 mm, 24.9 mm, 27.1 mm, 28.0 mm SL, 25.4 mm, 29.7 mm, 33.6 mm, 34.9 mm TL – Brazil, State of Minas Gerais, Rio das Velhas, at Lagoa Santa, 19°38′S 43°53′W – Reinhardt, J. – Inv. date: Jan. 1876.
Further type material: ZMUC 522–529, 539, 650, 651, 661, 662 (13 syntypes).

Tetragonopterus lacustris Lütken, 1875: 131–132 (Hab. in lacu Lagoa Santa dicto nec non in rivulis nonnullis vicinis).
= *Astyanax bimaculatus lacustris* (Lütken, 1875) (Nielsen, 1974: 46).
Syntypes: **SMNS 2045**, 2 specimens, 74.0 mm and 100.0 mm SL, 93.2 mm and 122.4 mm TL – Brazil, State of Minas Gerais, Rio das Velhas, at Lagoa Santa, 19°38′S 43°53′W – Reinhardt, J. – Inv. date: Jan. 1876.
Further type material: ZMUC uncat. (25 syntypes).

Tetragonopterus nanus Reinhardt in Lütken, 1875: 133–134 (Hab. in lacu Lagoa Santa, nec non in rivulis nonnullis vicinis).
= *Hasemania nana* (Reinhardt in Lütken, 1875) (Géry, 1977: 518).
Syntypes: SMNS 2048, 5 specimens – Brazil, State of Minas Gerais, Rio das Velhas, at Lagoa Santa, 19°38′S 43°53′W – Reinhardt, J. – Inv. date: Jan. 1876 (**not found**; probably lost).
Further type material: ZMUC 664–678, 900–916 (32 syntypes).

Tetragonopterus rivularis Lütken, 1875: 132 (Hab. in flumine Rio das Velhas cum affluentibus).
= *Astyanax scabripinnis rivularis* (Lütken, 1875) (Nielsen, 1974: 46).
Syntypes: **SMNS 2046**, 3 specimens, 35.4 mm, 38.9 mm, 42.3 mm SL, 44.1 mm, 47.0 mm, 52.4 mm TL – Brazil, State of Minas Gerais, Rio das Velhas, at Lagoa Santa, 19°38′S 43°53′W – Reinhardt, J. – Inv. date: Jan. 1876.
Further type material: ZMUC uncat. (49 syntypes).

Xiphorhamphus lacustris Reinhardt in Lütken, 1875: 136 (Hab. in lacu Lagoa Santa).
= *Acestrorhynchus lacustris* (Reinhardt in Lütken, 1875) (Géry, 1977: 327).
Syntype: **SMNS 2042**, 1 specimen, 122.1 mm SL, 142.3 mm TL – Brazil, State of Minas Gerais, Rio das Velhas, at Lagoa Santa, 19°38′S 43°53′W – Reinhardt, J. – Inv. date: Jan. 1876.
Further type material: ZMUC 185, 187, 188, 194, 196 (5 syntypes).

Cichlidae

Chromis magdalenae Lortet, 1878: 146–147 (Lac de Houlèh et lac de Tibériade; Damascus).
= *Tristamella simonis* (Günther, 1864) (Krupp & Schneider, 1989: 400).
Syntype: SMNS 3187, 1 spec. – Syria, Bahret el Hidjane, Damascus, 33°30′N 36°18′E – Lortet, L. – Inv. dat: 1884 (**not found**; probably lost).
Further type material: USNM 48023 (1 syntype).

Chromis tiberiadis Lortet, 1878: 135–137, pl. 6 (Lac Houlèh et lac de Tibériade).
= *Sarotherodon galilaeus* (Linnaeus, 1758) (Krupp & Schneider, 1989: 389).
Syntype: **SMNS 3188**, 1 spec., 197 mm SL, 240 mm TL – Israel, Lake Tiberias (Sea of Galilee, Lake Kinneret), north shore – Lortet, L. – Inv. date: 1884.
Further type material: MGHN 3086 (lectotype of Krupp & Schneider, 1989), MGHN 3084 (2 paralectotypes), MGHN 3085 (3 paralectotypes), MGHN 3086 (3 paralectotypes), BMN 1258 (1 paralectotype), SMF 1318 (2 paralectotypes), ZISP 6734 (1 paralectotype).

Petenia kraussii Steindachner, 1879c: 28–31, pl. 2, fig. 1 (Magdalenenstrom; 10–26 cm).
Valid (Schulz, 1949: 173–175).
Syntype: **SMNS 2596**, 1 spec., 149.0 mm SL, 192.4 mm TL – Colombia: Rio Magdalena – Steindachner, F. – Inv. date: 1879.

Clupeidae

Clupea macrolepis Steindachner, 1879b: 13–14 ("Townsville, Clevelandsbay, Australien"; 1 specimen, slightly above 8 cm).
= *Escualosa thoracata* (Valenciennes in Cuvier & Valenciennes, 1847) (Whitehead, 1985: 119; Paxton et alii, 1989: 153).
Holotype: **SMNS 2292**, 65.1 mm SL, 77.4 mm TL – Australia, Queensland, Cleveland Bay, near Townsville, 19°16′S 146°48′E – v. Müller, F. – Inv. date: Apr. 1877.

Clupea neopilchardus Steindachner, 1879b: 12–13 (Hobsonsbay, Victoria; 1 specimen).
= *Sardinops neopilchardus* (Steindachner, 1879) (Whitehead, 1985: 59; Paxton et alii, 1989: 157).
Holotype: SMNS 2250 – Australia, Victoria, Hobson's Bay, 37°51′S 144°56′E – v. Müller, F. – Inv. date: Apr. 1877 (**not found**; probably lost).

Curimatidae

Curimata albula Lütken, 1875: 127–128 (in flumine Rio das Velhas, Lagoa Santa).
= *Curimatus gilberti gilberti* Quoy & Gaimard, 1824 (Pinto, 1974: 56).
Syntypes: **SMNS 2038**, 2 specimens (only heads and tails) – Brazil, State of Minas Gerais, Rio das Velhas, at Lagoa Santa, 19°38′S 43°53′W – Reinhardt, J. – Inv. date: Jan. 1876.
Further type material: ZMUC 51, 52, 56, 57, 59, 67, 68, 69 (8 syntypes).

Cyprinidae

Alburnus formosus Putnam, 1863: 9 (Mobile, Alabama).
= *Notropis hypselopterus* (Günther, 1868) (see Lee et alii, 1980: 277).
Syntypes: **SMNS 1167**, 3 specimens, 33.4, 34.3 and 39.4 mm SL, 36.8+, 39.7+ and 45.2+ mm TL – U.S.A., Alabama, Mobile, 30°42′N 88°05′W – Agassiz, A. – Inv. date: Aug. 1864.

Alburnus lineolatus Agassiz in Putnam, 1863: 9 (Osage River).
Syntypes: SMNS 1161, 2 specimens – U.S.A., Missouri, Osage River – Agassiz, A. – Inv. date: Aug. 1864 (note in old catalogue: "verschimmelt, unbrauchbar. VII 1958" (**discarded** in July 1958).

Alburnus rubellus Agassiz, 1850: 364–366, pl. 3, figs. 1–3 (Lake Superior; "very common at the Sault St. Mary; specimens were also obtained from the Pic").
= *Notropis rubellus* (Agassiz, 1850) (McAllister, 1990: 63).
Syntypes: **SMNS 1166**, 2 specimens, 44.6 mm and 49.7 mm SL, 52.8 mm and 57.1 mm TL – USA, Lake Superior – Agassiz, A. – Inv. date: Aug. 1864.

Alburnus zonatus Agassiz in Putnam, 1863: 9 (Osage River).
= *Notropis zonatus* (Agassiz in Putnam, 1863) (from Gilbert in Lee et alii, 1980: 327).
Syntype: **SMNS 1165**, 1 specimen, 52.5 mm SL, 65.2 mm TL – U.S.A., Missouri, Osage River – Agassiz, A. – Aug. 1860.

Barbus fluviatilis alba Krauss, 1882: 346 (Lomersheim, Enz; 45 cm Länge).
= *Barbus barbus barbus* (Linnaeus, 1758) (ID Fricke, R., 1993).
Holotype: **SMNS 14332**, 355 mm SL, 412 mm TL – Germany, Baden-Württemberg, Enz R., at Lomersheim – Schmidt P. – Aug. 1881.

Barbus fluviatilis aurata Veesenmayer, 1884: 325–326 (Donau bei Ehingen; 1 Ex., 46 cm).
= *Barbus barbus barbus* (Linnaeus, 1758) (ID Fricke, R., 1993).
Holotype: **SMNS 14331**, 399 mm SL, 461 mm TL – Germany, Danube R., at Rottenacker, 5 km SSW Ehingen, 48°14′N 9°41′30″E – Heilbronner, A. – Oct. 1883.

Chanodichthys stenzii Popta, 1908: 243–246 (Kiautschou; 1 spec.).
= *Parabramis pekinensis* (Basilewski, 1855) (NICHOLS, 1943: 151).
Holotype: **SMNS 4313**, 207 mm SL, 244 mm TL – China, Prov. Shantung, Kaiserkanal (Imperial Canal), near Kiautschou (Chiaohsien), 36°19′N 120°00′E – STENZ, P. – Coll. date: Aug. 1904.

Chondrostoma nasus macrolepidotus Krauss in Veesenmayer, 1884: 325 (from description of KRAUSS, 1879: 348–349; Donau unter der Friedrichsau bei Ulm; Totallänge 35 cm).
= *Chondrostoma nasus nasus* (Linnaeus, 1758).
Holotype: SMNS uncat. – Germany, Baden-Württemberg, Danube R., Ulm – KÄSBOHRER, M. – 22 Jan. 1879 (**not found** in 1993; probably lost).

Cyprinella rubripinna Garman, 1881: 91 (Lago del Muerte, near Parras, Coahuila, Mexico).
Notropis garmani Jordan, 1887: 813 (substitute name for *Cyprinella rubripinna* which is preoccupied).
= *Notropis garmani* Jordan, 1887 (MEEK, 1904: 73).
Syntypes: **SMNS 3034**, 2 specimens, 44.0 and 55.3 mm SL, 54.6 and 68.8 mm TL – Mexico: Lago del Muerte, near Parras de la Fuente, Prov. Coahuila, 25°25′N 102°11′W – Museum of Comparative Zoology, Harvard College, Cambridge, Massachusetts – Inv. date: 1881.
Remarks: Also syntypes of *Notropis garmani* Jordan, 1887.

Gobio kessleri kessleri banaticus Banarescu, 1953: 300, 318, fig. 3 (Romania, Timis R., between Albina and Urseni).
= *Gobio kessleri banaticus* Banarescu, 1953 (from BANARESCU, 1961).
Paratypes: **SMNS 15255**, 5 specimens – Romania, Timis R., near Albina – BANARESCU, P. – 1943–1946.

Leuciscus squaliusculus Kessler, 1872: 61, tab. 10, fig. 24 (Khodzhent, Yany-kurgan).
Valid (BERG, 1964: 96).
Syntypes: SMNS 2389, 2 specimens – Tadzikistan, Syr-darja R., at Khozhent (Leninabad), 40°17′N 69°37′E – Museum Petersburg – Inv. date: Jan. 1878 (**not found** in 1994; probably lost).

Notropis garmani Jordan, 1887: 813 (substitute name for *Cyprinella rubripinna* which is preoccupied).
= *Notropis garmani* Jordan, 1887 (MEEK, 1904: 73).
Syntypes: **SMNS 3034**, 2 specimens, 44.0 and 55.3 mm SL, 54.6 and 68.8 mm TL – Mexico: Lago del Muerte, near Parras de la Fuente, Prov. Coahuila, 25°25′N 102°11′W – Museum of Comparative Zoology, Harvard College, Cambridge, Massachusetts – Inv. date: 1881.

Phoxinellus libani Lortet, 1878: 164–165, pl. 11, fig. 4 (Liban).
Syntypes: SMNS 3214, several spec. – Lebanon, Yamuni Lake – LORTET, L. – Inv. date: 1884 (**not found**; probably lost).
Further type material: USNM 48012 (2 syntypes).

Xenocypris lampertii Popta, 1908: 246–250 (Kiautschou; 1 spec.).
= *Xenocypris davidi lampertii* Popta, 1908 (NICHOLS, 1943: 121).
Holotype: **SMNS 4319**, 102.5 mm SL, 120.2 mm TL – China, Prov. Shantung, Kaiserkanal (Imperial Canal), near Kiautschou (Chiaohsien), 36°19′N 120°00′E – STENZ, P. – Coll. date: Aug. 1904.

Cyprinodontidae

Cyprinodon latifasciatus Garman, 1881: 92 (Mexico, Parras, Coahuila).
Valid (Meek, 1904: 126; Berkenkamp, H. O., personal communication).
Syntype: **SMNS 3035**, 1 specimen, 32.5 mm SL, 39.7 mm TL – Mexico, Parras, Coahuila – Agassiz, L. – Inv. date: 1881.
Remarks: The type locality is probably erroneous; the specimens might have originated from near Durango (Meek, 1904: 127).

Draconettidae

Centrodraco oregonus lineatus Fricke, 1992a: 180–182, fig. 10 (seamount 300 km SE of Sokotra Island, 10°18′07″N 56°07′31″E, 408–415 m depth).
Paratype: **SMNS 12136**, 1 male, 119.8 mm SL – Western Indian Ocean, seamount 300 km SE of Sokotra Is., 10°18′07″N 56°07′31″E, 408–415 m depth – R/V "Vitiaz" – 30 Oct. 1988.
Further type material: ZISP 49940 (holotype); ZMMU 18680 (1 paratype).

Centrodraco rubellus Fricke, Chave & Suzumoto in Fricke, 1992a: 185–187, fig. 11 (Hawaiian Islands, and Indonesia, off SE Lombok, 8°58′S 116°34′E, 150–280 m).
Paratype: **SMNS 8525**, 1 male, 98.2 mm SL – Indonesia, southeast Lombok, 8°58′S 116°34′E, 150–280 m depth – Gloerfelt-Tarp, T. – 1982.
Further type material: BPBM 28915 (holotype).

Eleotrididae

Carassiops klunzingeri Ogilby, 1898: 787 (Murray River; based on *Eleotris cyprinoides* of Klunzinger, 1880).
Eleotris cyprinoides (non Valenciennes, 1837): Klunzinger, 1880: 384–385, pl. 5, fig. 2 (Murray River, 5 cm).
= *Carassiops klunzingeri* Ogilby, 1898 (McCulloch, 1929: 364).
Syntypes: **SMNS 14972** (old catalogue number: 1695b) – Murray River, South Australia – v. Müller, F. – Inv. date: Aug. 1869.
Remarks: Specimens were erroneously donated to AMS in 1976. Due to Australian type laws, it is not possible to return primary tpyes. A partial return of paralectotypes is planned after lectotype designation (D. F. Hoese, personal communication).

Eleotris africana Steindachner, 1880: 153–154 (1 spec., 6 cm, Sierra Leone, Museum Stuttgart).
= *Bostrychus africanus* (Steindachner, 1880) (Miller & Wongrat in Quéro et alii 1990: 953).
Holotype: **SMNS 336**, 48.9 mm SL, 59.5 mm TL – Sierra Leone – Schmidt, P. – Inv. date: May 1853.

Eleotris heterura Steindachner, 1880: 154–155 (1 spec., 7 cm, locality unknown; Museum Stuttgart).
= *Eleotris* sp., probably *Eleotris daganensis* Steindachner, 1870 (P. Miller, personal communication, 1992).
Holotype: **SMNS 12823** (old cat. no. SMNS 224a), 57.1 mm SL, 68.6 mm TL – no locality – Barth – Inv. date: Feb. 1852.

Eleotris kraussii Steindachner, 1880: 191 (plate caption).
= *Bostrychus africanus* (Steindachner, 1880) (P. Miller, personal communication, 1992; see remarks section below).
Holotype: **SMNS 1490**, 1 spec., 105.4 mm SL, 128.0 mm TL – Nigeria: Lagos, 6°27′N 3°24′E – Mann, A. – Inv. date: Mar. 1868.
Remarks: Steindachner (1880) apparently forgot to include a description of this species, but illustrated it on pl. 1, fig. 1–1a. The figure caption gives the name "*Eleotris kraussii* n. sp.", like the specimen label in the collection. The species name is available according to Art. 12 of the

International Code of Zoological Nomenclature (RIDE et alii, 1985), which says that a new scientific name published before 1931 must be accompanied by a description, a definition or an indication; Art. 12 (b, 7) defines the proposal of a new species-group name in association with an illustration of the taxon being named as an indication.
According to P. MILLER (personal communication, 1992), the holotype exactly agress in its head lateral-line system and meristics with *Bostrychus africanus* (Steindachner, 1880), which was described under the name *Eleotris africana* in the same paper as *E. kraussii*. The names were introduced by STEINDACHNER (1880) in the following sequence:

(1) *Eleotris africana* in the text, p. 153, with an adequate description;
(2) *Eleotris africana* in a list of species, p. 190;
(3) *Eleotris kraussii* in the legend for Plate I (p. 191);
(4) *Eleotris africana* in the legend for Plate III (p. 191).

As the first reviser of this nomenclatural problem, I select the name *Eleotris africana* Steindachner, 1880 as the senior synonym of the two names, on the grounds of usage and page-priority. *Eleotris kraussii* is thus a junior synonym of *Eleotris africana*, now *Bostrychus africanus*.

Lembus maculatus Günther, 1859: 505–506 (Ecuador). GÜNTHER, 1860: 236.
Eleotris lembus Günther, 1861: 121–122 (Esmeraldas, Ecuador; replacement name for *Lembus maculatus* Günther, 1859).
= *Philypnus maculatus* (Günther, 1859) (FOWLER, 1945: 258).
Syntype: **SMNS 761**, 1 specimen, 130.8 mm SL, 164.6 mm TL – Ecuador, Esmeraldas, 0°59′N 79°42′W – FRASER, A. – Inv. date: May 1860.

Engraulididae

Engraulis australis Steindachner, 1879b: 14–15 ("Hobsonsbay, Victoria, Australien", 2 specimens, 53–60 mm).
= *Engraulis australis* (White, 1790) (WHITEHEAD et alii, 1988: 314; PAXTON et alii, 1989: 160).
Syntypes: **SMNS 2254**, 3 specimens, 53.6 mm, 57.1 mm and 58.1 mm SL, 57.9+ mm, 61.6+ mm and 63.3+ mm TL – Australia, Victoria, Hobson's Bay, 37°51′S 144°56′E – v. MÜLLER, F. – Inv. date: Apr. 1877.
Remarks: Secondary homonym and junior synonym of *Engraulis australis* (White, 1790).

Etheostomatidae

Microperca punctulata Putnam, 1863: 4 (specimens from various points in Michigan, Wisconsin, Illinois, and Alabama).
= *Etheostoma microperca* Jordan & Gilbert in Gilbert, 1887 (from LEE et alii, 1980: 668).
Syntypes: **SMNS 1232**, 2 specimens, 24.9–27.8 mm SL, 29.9–33.5 mm TL – U.S.A., Wisconsin, Oconomowoc River, 43°07′N 88°37′W – AGASSIZ, A. – Inv. date: Aug. 1864.

Pleurolepis pellucidus Agassiz in Putnam, 1863: 5.
= *Ammocrypta pellucida* (Agassiz in Putnam, 1863) (from LEE et alii, 1980: 620).
Syntype: **SMNS 1243**, 1 specimen, 42.0 mm SL, 48.9 mm TL – U.S.A., Ohio, Black River – AGASSIZ, A. – Inv. date: Aug. 1864.

Gerreidae

Parequula bicornis Steindachner, 1879b: 8–10 (Hobsons Bay, Australien, 1 specimen, SMNS; Murray-River, Australien, 1 specimen, NMW).
= *Parequula melbournensis* (Castelnau, 1872) (MCCULLOCH, 1929: 216; SCOTT, GLOVER & SOUTHCOTT, 1974: 222–223).
Syntype: **SMNS 2236**, 1 specimen, 125.0 mm SL, 149.7 mm TL – Australia, Victoria, Hobson's Bay, 37°51′S 144°56′E – v. MÜLLER, F. – Inv. date: Apr. 1877.
Further type material: NMW 90675, 1 specimen, Murray River, Australia.
Remarks: According to a label written by STEINDACHNER, he first intended to name the new genus *Kraussia*, but changed the name in the original description to *Parequula*.

Gobiidae

Gobius bucchichi Steindachner, 1870: 627–628, pl. 2, fig. 4 (Lesina, Dalmatien; "Exemplare von 1 2/5 – 3 1/2 " Länge, aus der Meeresbucht bei der Stadt Lesina").
Valid (see MILLER in WHITEHEAD et alii, 1986: 1037–1038).
Syntype: **SMNS 2701**, 1 specimen, 42.5 mm SL, 48.0 mm TL – Lesina / Hvar City, Hvar Island, Adriatic Sea, Croatia, 43°10′N 16°27′E – BUCCHICH, G. – 1870.
Gobius kraussii Steindachner, 1880: 134–135 (1 spec., 5 cm SL, Surinam).
? = *Awaous flavus* Valenciennes in Cuvier & Valenciennes, 1837 (P. MILLER, personal communication, 1992).
Holotype: SMNS 1506 – Surinam, mouth of Maroni River – KAPPLER, A. – 1868 (**not found**; probably lost).

Tridentiger punctulatus Döderlein (MS)
= *Tridentiger trigonocephalus* (Gill, 1858)
Material: **SMNS 3138**, 2 specimens, 65.2–66.3 mm SL, 78.7–79.8 mm SL – Japan, Tokyo Bay, at Tokyo, 35°30′N 139°54′E – SCHNEIDER – Inv. date: Apr. 1883.
Remarks: *Tridentiger punctulatus* is apparently an unpublished museum name.

Gonostomatidae

Cyclothone livida Brauer, 1902: 279–280 (auf vielen Stationen im Atlantischen Ozean). BRAUER, 1908: pl. 6, fig. 5.
Valid (SCHAEFER, JOHNSON & BADCOCK in SMITH & HEEMSTRA, 1986: 248).
Syntype: **SMNS 4484**, 1 specimen, 25.0 mm SL, 29.0 mm TL – East Atlantic Ocean, Gulf of Guinea, LV 3000 m (≙ 1600 m depth) – BRAUER, A. (Deutsche Tiefsee-Expedition 1898/1899) – Inv. date: 1899.
SMNS 4494, 1 specimen, 19.4 mm SL – East Atlantic Ocean, Gulf of Guinea – BRAUER, A. (Deutsche Tiefsee-Expedition 1898/1899) – Inv. date: 1899.
Further type material: NMB I–10032 (1 syntype) (FRICKE, 1991a: 1022). – SMF 2088 (1 syntype), SMF 2089 (3 syntypes), SMF 11943 (4 syntypes). – ZMB 17478 (1 syntype), ZMB 17479 (2 syntypes), ZMB 17480 (2 syntypes), ZMB 17481 (2 syntypes), ZMB 17482 (4 syntypes, including the specimen measured in the original description), ZMB 22312 (12 syntypes). – ZMH 10835 (2 syntypes, St. 54), ZMH 10834 (2 syntypes, St. 66).

Cyclothone obscura Brauer, 1902: 280 (an verschiedenen Stellen im Atlantischen und Indischen Ozean), BRAUER, 1908: pl. 6, fig. 3.
Valid (SCHAEFER, JOHNSON & BADCOCK in SMITH & HEEMSTRA, 1986: 248).
Syntype: **SMNS 4491**, 1 specimen, 16.1 mm SL, 19.2 mm TL – Indian Ocean, between Sri Lanka and Somalia, 9°06′06″N 53°41′12″E, LV 2000 m (≙ 1000 m depth) – BRAUER, A. (Deutsche Tiefsee-Expedition 1898/1899, St. 268) – Coll. date: 1 Apr. 1899; inv. date: 1899.
Further type material: NMB I–10035 (1 syntype) (FRICKE, 1991a: 1023). – SMF 2113 (1 syntype). – ZMB 17509 (1 syntype), ZMB 17510 (1 syntype), ZMB 17512 (1 syntype; the specimen measured in the original description), ZMB 19321 (3 syntypes), ZMB 22324 (2 syntypes). – ZMH 10844 (1 syntype, St. 268).

Cyclothone pallida Brauer, 1902: 281 (an vielen Stellen im Atlantischen und Indischen Ozean). BRAUER, 1908: pl. 6, fig. 2 (as *Cyclothone microdon pallida*).
Valid (SCHAEFER, JOHNSON & BADCOCK in SMITH & HEEMSTRA, 1986: 249).
Syntypes: **SMNS 4474**, 1 specimen, 22.5 mm SL – East Atlantic Ocean, Gulf of Guinea – BRAUER, A. (Deutsche Tiefsee-Expedition 1898/1899) – Inv. date: 1899.
SMNS 4480, 1 specimen, 33.6 mm SL – Indian Ocean, between Seychelles and Chagos Archipelago, LV 2000 m (≙ 1000 m depth) – BRAUER, A. (Deutsche Tiefsee-Expedition 1898/1899) – Inv. date: 1899.
SMNS 4482, 1 specimen, 17.2+ mm SL – East Atlantic Ocean, Namibia, 11°28′S 9°46′E, 950–700 m, surface temp. 20.9°C – BRAUER, A. (Deutsche Tiefsee-Expedition 1898/1899, St. 74) – Coll. date: 8 Sep. 1898, 06:00 h, inv. date: 1899.

SMNS 4485, 2 specimens, 11.3–28.9 mm SL – Indian Ocean, between Chagos Archipelago and Sri Lanka, 4°5′48″S 73°24′48″E, LV 2000 m (≙ 1000 m depth), surface temperature 27°C, bottom temperature 1.8°C – BRAUER, A. (Deutsche Tiefsee-Expedition 1898/1899, St. 221) – Coll. date: 22 Feb. 1899; inv. date: 1899.

Further type material: NMB I–10020 (1 syntype), NMB I–10024 (1 syntype), NMB I–10028 (1 syntype), NMB I–10031 (2 syntypes) (FRICKE, 1991a: 1023). – SMF 2092 (1 syntype), SMF 2093 (2 syntypes), SMF 2094 (2 syntypes), SMF 2095 (2 syntypes), SMF 2096 (1 syntype), SMF 2097 (9 syntypes). – ZMB 17490 (3 syntypes), ZMB 17491 (1 syntype), ZMB 17492 (3 syntypes), ZMB 17494 (1 syntype), ZMB 17495 (7 syntypes), ZMB 17496 (1 syntype; the specimen measured in the original description), ZMB 17498 (1 syntype). – ZMH 8158 (2 syntypes, St. 46), ZMH 8159 (1 syntype, St. 190), ZMH 8160 (3 syntypes, St. 218), ZMH 8161 (20 syntypes, St. 226), ZMH 8162 (2 syntypes, St. 230), ZMH 8163 (1 syntype, St. 232).

Cyclothone signata alba Brauer, 1906: 80, fig. 3 (Atlantischer und Indischer Ozean).

= *Cyclothone alba* Brauer, 1906 (SCHAEFER, JOHNSON & BADCOCK in SMITH & HEMSTRA, 1986: 249).

Syntypes: **SMNS 4486**, 1 specimen, 16.6 mm SL, 19.1 mm TL – Indian Ocean, between Chagos Archipelago and Zanzibar, LV 2000 m (≙ 1000 m depth) – BRAUER, A. (Deutsche Tiefsee-Expedition 1898/1899) – Inv. date: 1899.

SMNS 4490, 2 specimens, 11.4–14.1 mm SL – Indian Ocean, between Sri Lanka and Chagos Archipelago, 2°29′54″N 76°47′00″E, LV 2500 m (≙ 1500 m depth), surface temperature 27.2°C, bottom temperature 1.8°C – BRAUER, A. (Deutsche Tiefsee-Expedition 1898/1899, St. 218) – Coll. date: 18 Feb. 1899, 15:00 h; inv. date: 1899.

SMNS 4492, 1 specimen, 23.9 mm SL, 27.1 mm TL – East Atlantic Ocean, between Canary Islands and Cape Town. – BRAUER, A. (Deutsche Tiefsee-Expedition 1898/1899) – Inv. date: 1899.

Further type material: NMB I–10021 (2 syntypes), NMB I–10023 (1 syntype), NMB I–10027 (1 syntype), (FRICKE, 1991a: 1023). – SMF 2112 (2 syntypes), SMF 2108 (1 syntype), SMF 2109 (12 syntypes), SMF 2110 (10 syntypes), SMF 2111 (7 syntypes), SMF 11941 (2 syntypes). – ZMB 17468 (5 syntypes), ZMB 17469 (3 syntypes), ZMB 17470 (2 syntypes), ZMB 17471 (2 syntypes), ZMB 17472 (5 syntypes), ZMB 17473 (4 syntypes), ZMB 17474 (2 syntypes), ZMB 17475 (2 syntypes), ZMB 17476 (5 syntypes), ZMB 17477 (3 syntypes), ZMB 22329 (8 syntypes), ZMB 22330 (12 syntypes), ZMB 22331 (2 syntypes), ZMB 22332 (3 syntypes), ZMB 22333 (3 syntypes), ZMB 22334 (4 syntypes). – ZMH 8164 (8 syntypes, St. 64), ZMH 8165 (2 syntypes, St. 88), ZMH 8166 (7 syntypes, St. 182), ZMH 8167 (5 syntypes, St. 215), ZMH 8168 (3 syntypes, St. 231), ZMH 8169 (4 syntypes, St. 271).

Kyphosidae

Segutilum klunzingeri Whitley, 1931: 320 (KLUNZINGER, 1880).

Pimelepterus indicus (non Valenciennes in Cuvier & Valeciennes, 1831): KLUNZINGER, 1880: 357–358, pl. 7 (Kind George Sound, 30 cm).

= *Segutilum klunzingeri* Whitley, 1931 (T. NAKABO, personal communication).

Holotype: **SMNS 2673**, 231.3 mm SL, 293.5 mm TL – King George Sound, Western Australia, 35°03′S 117°57′E – v. MÜLLER, F. – Inv. date: June 1879.

Remarks: WHITLEY (1931: 320) states: "KLUNZINGER's species is not *P. indicus* Cuvier & Valenciennes . . . as has been noted by MCCULLOCH (Rec. Austr. Mus., XIII, 1920, 56) who has regarded KLUNZINGER's record as referable to *Kyphosus sydneyanus*, but it is unlikely that this restricted New South Wales species records in Western Australia. The type of this new species is the specimen figured on KLUNZINGER's plate by KONOPICKY, and the type-locality is King George's Sound."

Latridae

Micropus mülleri Steindachner, 1879b: 7–8 (Hobsonbay, Victoria; 1 specimen, 19 cm).

= *Orqueta mülleri* (Steindachner, 1879) (MCCULLOCH, 1929: 192; SMITH-VANIZ in ESCHMEYER, 1990: 247).

Holotype: **SMNS 2238**, 156.9 mm SL, 189.8 mm TL – Hobson's Bay, Victoria, Australia, 37°51′S 144°56′E – v. Müller, F. – Inv. date: Apr. 1877.
Remarks: The genus *Micropus* Kner, 1868 was preoccupied four times and was replaced by *Orqueta* Jordan, 1919; it belongs to the family Latridae (Smith-Vaniz in Eschmeyer, 1990: 247).

Leiognathidae

Equula novae-hollandiae Steindachner, 1879b: 11–12 ("Townsville, Clevelandsbay, Australien"; 1 specimen, nearly 9 cm).
= *Leiognathus novaehollandiae* (Steindachner, 1879) (McCulloch, 1929: 212).
Holotype: SMNS 2285 – Cleveland Bay, Townsville, Queensland, Australia, 19°16′S 146°48′E – v. Müller, F. – Inv. date: Apr. 1877 (**lost**).
Remarks: Catalog entry "VII 1958/p.: da verschimmelt, unbrauchbar" (discarded in July 1958).

Leptobramidae

Leptobrama mülleri Steindachner, 1879a: 388.
Valid (McCulloch, 1929: 235; Weber & Beaufort, 1936: 220).
Syntypes: **SMNS 2293**, 2 specimens, 122.6 mm and 154.5 mm SL, 192.2 mm and 220.0 mm TL – Australia, Queensland, Cleveland Bay, near Townsville, 19°16′S 146°48′E – v. Müller, F. – Inv. date: Apr. 1877.
SMNS 2415, 2 specimens, 134.2 mm and 149.6 mm SL, 162.8 mm and 179.0 mm TL – Australia, Queensland, Endeavour Strait, 10°50′S 142°15′E – v. Müller, F. – Inv. date: Aug. 1878.

Loricariidae

Plecostomus lima Reinhardt in Lütken, 1874: 29–30 (Hab. in rivulis flumini Rio das Velhas affluentibus).
= *Hypostomus commersonii* Valenciennes in Cuvier & Valenciennes, 1840 (Malabarba, 1989: 153).
Syntype: **SMNS 2050**, 1 specimen, 92.3 mm SL, 112.3 mm TL – Brazil, State of Minas Gerais, Rio das Velhas, at Lagoa Santa, 19°38′S 43°53′W – Reinhardt, J. – Inv. date: Jan. 1876.
Further type material: ZMUC 51, 56, 57, 58, 59, 611 (6 syntypes).

Myctophidae

Myctophum valdiviae Brauer, 1905: 398, fig. 6 (auf zahlreichen Stationen im Atlantischen und Indischen Ozean; 66 Ex.).
= *Notolychnus valdiviae* (Brauer, 1905) (Hulley in Smith & Heemstra, 1986: 315).
Syntype: **SMNS 4477**, 1 specimen, 19.0 mm SL, 21.7 mm TL – Indian Ocean, between Seychelles and Zanzibar, 4°34.8′S 53°42.8′E, LV 2000 m (≙ 1000 m depth), bottom temp. 2.1°C – Brauer, A. (Deutsche Tiefsee-Expedition 1898/1899, St. 235) – Coll. date: 9 Mar. 1899, 08:00 h, inv. date: 1899.
Further type material: NMB I–10017 (1 syntype) (Fricke, 1991a: 1023). – SMF 2074 (1 syntype), SMF 2075 (4 syntypes), SMF 11942 (1 syntype), SMF 17729 (7 syntypes). – ZMB 17586 (1 syntype), ZMB 17587 (2 syntypes), ZMB 17588 (4 syntypes), ZMB 17589 (4 syntypes).

Nototheniidae

Trematomus brachysoma Pappenheim, 1913: 172–173 ("Von dieser Art liegen 39 Individuen vor").
= *Pagothenia brachysoma* (Pappenheim, 1913) (DeWitt, Heemstra & Gon in Gon & Heemstra, 1990: 309).

Syntype: **SMNS 4604**, 1 specimen, 133.5 mm SL, 158.5 mm TL – GAUSS-Station, Antarctica, 66°15′S 88°55′E, surface – Deutsche Südpolar-Expedition 1901–1903 – Inv. Date: 1912.
Further type material: ZISP 41512 (1 paralectotype, ex ZMB 18903), ZISP uncat. (1 paralectotype; stained). – ZMB 18904 (1 lectotype of ANDRIASHEV, 1976), ZMB 18905 (2 paralectotypes), ZMB 18906 (1 syntype, lacking), ZMB 18907 (2 paralectotypes), ZMB 18908 (1 paralectotype), ZMB 18909 (1 paralectotype), ZMB 31604 (5 paralectotypes), ZMB 31728 (2 syntypes). – ZMH 8155 (2 syntypes). – ZMUC uncat. (1 paralectotype, ex ZMB 18904), ZMUC uncat. (1 paralectotype, ex ZMB 18907). – The following syntypes were misidentified specimens of *Pagothenia borchgrevinki* Boulenger, 1902 (ANDRIASHEV, A. P., personal communication, 1972): ZMB 18903 (6 syntypes), ZMB 18908 (1 syntype), ZMB 18910 (3 syntypes), ZMB 18911 (3 syntypes).

Pempheridídae

Pempheris klunzingeri McCulloch, 1911: 47 (replacement name for *Pempheris mülleri* Klunzinger, 1880, preoccupied by *Pempheris mülleri* Poey, 1860).
Valid (MCCULLOCH, 1929: 234).
Holotype: **SMNS 2559**, 141.2 mm SL, 160.2 mm TL – Kind George Sound, Western Australia, 35°03′S 117°57′E – v. MÜLLER, F. – Inv. date: 4 Nov. 1878.
Remarks: This is also the holotype of *Pempheris mülleri* Klunzinger, 1880.

Percidae

Perca schrenki Kessler, 1874: 50, tab. 8, fig. 36 (Lakes Balkhash and Alakul).
Valid (BERG, 1966: 113).
Syntype: **SMNS 2379**, 1 specimen, 102 mm SL, 123 mm TL – Kazachstan, Tentek R., at Lake Alakul (Alakol') – Museum Petersburg (ZISP) – Inv. Date: Jan. 1878.

Percopsidae

Percopsis guttatus Agassiz, 1850: 286–289, pl. 1, figs. 1–2 (Lake Superior; "in great abundance at the Sault St. Mary, at Michipicotin and at Fort William").
= *Percopsis omiscomayus* (Walbaum in Artedi, 1792) (JORDAN et alii, 1930: 215; MCALLISTER, 1990: 114).
Syntypes: SMNS 1190, 3 specimens – USA, Lake Superior – AGASSIZ, A. – Inv. date: Aug. 1864 (**not found**; probably lost).

Petromyzontidae

Petromyzon wagneri Kessler, 1870: 207–214, pl. 3, figs. 4–5 (Volga, from mouth of the Tvertsa to Astrakhan, Oka, Kama).
= *Caspiomyzon wagneri* (Kessler, 1870) (HOLCIK in HOLCIK, 1986: 119).
Syntype: **SMNS 2398**, 1 specimen, 345 mm TL – Russia, Astrachan, 46°21′N 48°03′E – Museum Petersburg (ZISP) – Inv. date: Jan. 1878.

Pimelodidae

Pseudorhamdia fur Reinhardt in Lütken, 1874: 33–34 (Hab. in flumine Rio das Velhas).
Syntype: **SMNS 2026**, 1 specimen, 53.1 mm SL, 64.1 mm TL – Brazil, State of Minas Gerais, Rio das Velhas, at Lagoa Santa, 19°38′S 43°53′W – REINHARDT, J. – Inv. date: Jan. 1876.
Further type material: ZMUC 285, 286, 289, 291, 297, 300, 302, 303, 306 (9 syntypes).

Pseudorhamdia vittatus Krøyer in Lütken, 1874: 34 (Hab. in flumine Rio das Velhas, in rivulis affluentibus, lacusculisque vicinis).
Syntype: **SMNS 2025**, 1 specimen, 128.1 mm SL, 155.1 mm TL – Brazil, State of Minas Gerais, Semidouro Brook – REINHARDT, J. – Inv. date: Jan. 1876.
Further type material: ZMUC 271, 274, 275, 283–285 (6 syntypes).

Pomacentridae

Chromis klunzingeri Whitley, 1929: 244 (King George Sound, Western Australia; based on *Heliastes hypsilepis* Klunzinger, 1880).
Heliastes hypsilepis (non Günther, 1867): KLUNZINGER, 1880: 74 (King George Sound, 7–9 cm).
= *Chromis klunzingeri* Whitley, 1929 (ALLEN, 1991: 239).
Syntypes: **SMNS 2556**, 2 specimens, 72.7 mm and 78.7 mm SL, 91.4 mm and 101.8 mm TL, Australia, Western Australia, King George Sound, 35°03′S 117°57′E – v. MÜLLER, F. – Inv. date: 4 Nov. 1878.
SMNS 2630, 1 specimen, 75.6 mm SL, 97.6 mm TL, Australia, Western Australia, King George Sound, 35°03′S 117°57′E – v. MÜLLER, F. – Inv. date: Mar. 1879.
SMNS 2690, 7 specimens, 48.6 mm, 52.7 mm, 57.5 mm, 66.9 mm, 71.5 mm, 71.7 mm, 72.5 mm SL, 59.6 mm, 63.6 mm, 70.9+ mm, 80.5+ mm, 88.2+ mm, 91.7 mm, 92.7 mm TL, Australia, Western Australia, King George Sound, 35°03′S 117°57′E – v. MÜLLER, F. – Inv. date: June 1879.

Pseudochromidae

Pseudochromis novaehollandiae Steindachner, 1880: 160–161 (1 spec., Port Denis.).
= *Ogilbyina novaehollandiae* (Steindachner, 1880) (ID: GILL, A., 1990)
Holotype: **SMNS 1859**, 1 specimen, 63.2 mm SL, 77.4 mm TL – Australia, Queensland, Port Denison, Queensland, 20°15′S 148°25′E – v. MÜLLER, F. – Inv. date: Aug. 1872.

Rajidae

Raja dentata Klunzinger, 1872: 46–47 (Port Philip; 50 cm). KLUNZINGER, 1880: 429.
= *Raja lemprieri* (Richardson, 1845) (from PAXTON et alii, 1989: 56).
Holotype: **SMNS 1658**, 1 female, 500.5 mm TL – "Neuholland" (Port Philip, Victoria, Australia, 38°16′S 144°40′E) – v. MÜLLER, F. – Inv. date: May 1869.
Remarks: These specimens were first thought to be lost (FRICKE, 1992b: 16), but were misplaced and finally found in Feb. 1995.
The following specimen was designated as the lectotype of *Raja dentata* Klunzinger, 1872 by LAST in PAXTON et alii (1989: 56) and erroneously considered as a syntype by FRICKE (1992b: 16), but is not a syntype at all as it does not agree in its total length with the length stated by KLUNZINGER and was not available when KLUNZINGER made his description:
SMNS 1816, 1 female, 551.5 mm TL – Queen's Cliff, Port Philip, Victoria, Australia, 38°16′S 144°40′E – v. MÜLLER, F. – Inv. date: June 1871.
Therefore, LAST's lectotype designation is invalid.

Sciaenidae

Sciaena mülleri Steindachner, 1879b: 1–3 (Clevelandsbay, Townsville, Queensland; 1 specimen, 23 cm SL).
Sciaena (*Corvina*) *mülleri*: KLUNZINGER, 1880: 372.
= *Pseudosciaena soldado* (Lacepède, 1802) (WEBER & BEAUFORT, 1936: 520–521).
Holotype: **SMNS 2267**, 230.1 mm SL, 274 mm TL – Australia, Queensland, Cleveland Bay, near Townsville, 19°16′S 146°48′E – v. MÜLLER, F. – Inv. date: Apr. 1877.
Remarks: Further MÜLLER material: SMNS 12264, 2 specimens, Australia, Queensland, Cleveland Bay, near Townsville, MÜLLER, Apr. 1877, no types (1 specimen **lost**).

Soleidae

Achirus rautheri Chabanaud, 1931: 95–101, figs 1–10 (Nordaustralien, Port Darwin).
= *Pardachirus klunzingeri* Weber, 1917.
Material: **SMNS 2521**, 60.2 mm SL, 72.3 mm TL – Port Darwin (Darwin), Northern Territory, Australia, 12°28′S 130°50′E – v. MÜLLER, F. – Inv. date: Aug. 1878.
Remarks: Also syntype of *Pardachirus klunzingeri* Weber, 1917.

Pardachirus klunzingeri Weber, 1917: 230 [New Guinea; Darwin; based in part on *Solea poropterus* (non Bleeker, 1851) of KLUNZINGER, 1880].
Solea poropterus (non Bleeker, 1851): KLUNZINGER, 1880: 408–409 (Port Darwin; 7 cm).
Syntype: **SMNS 2521**, 1 specimen, 60.2 mm SL, 72.3 mm TL – Port Darwin (Darwin), Northern Territory, Australia, 12°28′S 130°50′E – v. MÜLLER, F. – Inv. date: Aug. 1878.
Remarks: Also holotype of *Achirus rautheri* Chabanaud, 1931.

Synaptura mülleri Steindachner, 1879b: 4–5 (Clevelandsbay bei Townsville in Queensland; 1 specimen, ca. 17.5 cm TL).
= *Dexillichthys muelleri* (Steindachner, 1879) (SAINSBURY, KAILOLA & LEYLAND, 1985: 292).
Holotype: **SMNS 2278**, 159.3 mm SL, 179.8 mm TL – Australia, Queensland, Cleveland Bay, near Townsville, 19°16′S 146°48′E – v. MÜLLER, F. – Inv. date: Apr. 1877.
Remarks: Further MÜLLER material: SMNS 2454, 1 specimen, Australia, Endeavour River, 1877.

Squalidae

Etmopterus compagnoi Fricke & Koch, 1990: 1–9 (Cape Town, South Africa).
Holotype: **SMNS 8999**, male, 327 mm TL – off Cape Town, 34°41′S 18°37′E – RAU, R. – Coll. date: 1965.
Paratypes: **SMNS 9000**, 3 females, 282–358 mm TL (same data as holotype).

Trichomycteridae

Trichomycterus brasiliensis Reinhardt in Lütken, 1874: 29 (Hab. in Rio das Velhas et affluentibus).
Probably valid (MALABARBA, 1989: 146).
Syntype: **SMNS 2021**, 1 specimen, 114.3 mm SL, 130.4 mm TL – Brazil, State of Minas Gerais, Rio das Velhas, at Lagoa Santa, 19°38′S 43°53′W – REINHARDT, J. – Inv. date: Jan. 1876.
Further type material: ZMUC 103, 108, 109, 114, 116, 119–121, 123–127 (13 syntypes).

Tripterygiidae

Apopterygion oculus Fricke & Roberts in FRICKE, 1994: 118–122, fig. 13 [New Zealand: North and South Island, Stewart Island, Chatham Rise (Mernoo Bank) and Auckland Islands; depths of 14–186 m].
Paratypes: **SMNS uncat.**, 3 specimens – Paterson Inlet, Stewart Island, New Zealand – RICHARDSON, J. R. – 7–14 Feb. 1977.
Further type material: Holotype: NMNZ P.23969. – Paratypes: AMS uncat. (3). – BMNH uncat. (3). – NMNZ P.1221 (6), P.7091 (1), P.7309 (1), P.7310 (8), P.18870 (1), P.23970 (2), 25072 (1), P.25261 (1), P.25262 (1), P.25303 (7), P.25331 (4), P.25332 (5), P.25333 (13), P.25334 (3), P.25336 (3), P.25338 (1), P.25349 (1), P.25620 (2), P.25621 (3), P.25622 (1), P.30188 (1), uncat. (6). – USNM uncat. (3).

Enneapterygius bichrous Fricke, 1994 (5 Sept.): 195–202, fig. 30 (Western Australia north of 21°S, Northern Territory, Queensland north of 16°S, Coral Sea, New Caledonia, Loyalty Islands, Sulawesi/Indonesia, Papua New Guinea; at depths of 1–22 m).
= *Enneapterygius flavoccipitis* Shen & Wu, 1994 (31 July) (due to priority of publication date).
Paratype: **SMNS 15356**, 1 specimen – New Year Island, W side, Northern Territory, Australia, 10°55′S 133°01′E, 5 m depth – LARSON, H. – 13 Oct. 1982.
Further type material: Holotype: NTM S.10600–032. – Paratypes: AMS I.20756–011 (8), I.21318–052 (5), I.21963–001 (1), I.22732–007 (3), I.33724–026 (1). – NTM S.10011–018 (4), S.10012–026 (1), S.10432–026 (1), S.10454–026 (9), S.10585–003 (1), S.10587–015 (84), S.10591–024 (9), S.10598–021 (1), S.10600–043 (3), S.10605–038 (31), S.10605–039 (1), S.11253–014 (1), S.11371–066 (1), S.11450–007 (1). – ROM 65513 (1), 65515 (2), 65516 (6), 67974 (2). – WAM P.27663–025 (1), P.28025–039 (13), P.28031–029 (1), P.29048–008 (2), P.29054–012 (1), P.29624–077 (4).

Enneapterygius gracilis Fricke, 1994: 209–214, fig. 34 (Western Australia, Northern Territory, Queensland; depths of 0.2–15 m).

Paratypes: **SMNS 14205**, 1 male, 19.5 mm SL – Australia, Western Australia: Exmouth Gulf, at Exmouth, town beach, 3 km SE Exmouth town centre, 21°55′S 144°08′E, 0.6–1.8 m depth – Fricke, R. – 25 Aug. 1992.

SMNS 14552, 6 specimens, 21.7–27.7 mm SL – Australia, Western Australia: Beadon Point, at Onslow, Pilbara, 21°39′S 115°08′E, intertidal pools – Fricke, R. – 17 Sept. 1992.

SMNS 14612, 8 specimens, 22.2–26.2 mm SL – Australia, Western Australia: Beadon Point, at Onslow, Pilbara, 21°39′S 115°08′E, intertidal pools – Fricke, R. – 20 Sept. 1992.

Further type material: Holotype: NTM S.10431–027. – Paratypes: AMS I.17060–043 (6), IB.7075 (1). – NTM S.10005–027 (1), 10011–013 (3), 10415–027 (1), 10417–028 (2), 10431–034 (1), 10603–031 (1). – USNM 279864 (1). – WAM P.27274–041 (17), 28060–016 (5), 28417–025 (7).

Enneapterygius kermadecensis Fricke, 1994: 230–234, fig. 42 (Kermadec Islands; tidal pools).

Paratypes: **SMNS uncat.**, 5 specimens – Meyer Island, Kermadec Islands, 29°14.9′S 177°52.2′W, rock pool, 0–2 m depth – Francis, M. P. – 2 June 1992.

Enneapterygius larsonae Fricke, 1994: 235–241, figs 44–45 (Western Australia, Northern Territory, Queensland, Papua New Guinea; 0.1–12 m depth).

Paratypes: **SMNS 14215**, 2 males, 24.5–25.8 mm SL – Australia, Western Australia: Exmouth Gulf, at Exmouth, town beach, 3 km SE Exmouth town centre, 21°55′S 114°08′E, 0.6–1.8 m depth. – Fricke, R. – 26 Aug. 1992.

SMNS 14575, 3 specimens, 29.9–30.8 mm SL – Australia, Western Australia: Beadon Point, at Onslow, Pilbara, 21°39′S 115°08′E, intertidal pools – Fricke, R. – 19 Sep. 1992.

SMNS 14611, 5 males, 28.2–29.2 mm SL – Australia, Western Australia: Beadon Point, at Onslow, Pilbara, 21°39′S 115°08′E, intertidal pools – Fricke, R. – 20 Sep. 1992.

SMNS 14657, 3 males, 34.5–34.8 mm SL – Australia, Western Australia: Eagle Bluff, 22 km SSE Denham, Shark Bay, 26°08′S 113°33′E, 05.–2 m depth – Fricke, R. – 26 Sep. 1992.

Further type material: Holotype: NTM S.10809–206. – Paratypes: NTM S.10004–042 (1), S.10461–003 (1), S.10809–035 (25), 10814–036 (7). – WAM P.25308–014 (1), P.25317–011 (2), P.26668–011 (5), P.28416–029 (2), P.29042–027 (2), P.29883–004 (1), P.29884–015 (1), P.29887–006 (1).

Enneapterygius niger Fricke, 1994: 259–263, fig. 51 (New Caledonia; 0.5–15 m depth).

Paratypes: **SMNS 13207**, 2 specimens, 25.4–26.3 mm SL – Baie de Saint-Vincent, Grande-Terre, New Caledonia, 21°57′24″S 165°59′54″E, 2–8 m depth – Kulbicki, M. & R/V "Alis" – 30 Mar. 1989.

SMNS 13208, 2 specimens, 25.7–27.0 mm SL – Baie de Saint-Vincent, Grande-Terre, New Caledonia, 21°57′24″S 165°59′54″E, 2 m depth – Kulbicki, M. & R/V "Alis" – 22 Mar. 1990.

Further type material: Holotype: MNHN uncat. – Paratypes: AMS IA.2954 (9), IB.4779 (1). – MNHN uncat. (3). – NMNZ P.29472 (1), P.29517 (1), P.29558 (1), P.29587 (8), P.29606 (1), P.29608 (4). – ROM 65507 (10), 65508 (8), 65510 (3), 65514 (2), 65523 (1). – USNM 323779 (14).

Enneapterygius paucifasciatus Fricke, 1994: 264–266, fig. 52 (New Caledonia; 2–4 m depth).

Paratype: **SMNS 13868**, 1 female, 24.3 mm SL – Baie de Saint-Vincent, Grande-Terre, New Caledonia, 22°01′06″S 165°55′30″E – Kulbicki, M. & R/V "Alis" – 31 Mar. 1989.

Further type material: Holotype: MNHN uncat. – Paratype: BPBM 34312 (1).

Forsterygion flavonigrum Fricke & Roberts in Fricke, 1994: 314–319, fig. 63 (New Zealand including Chatham Rise to Chatham Island, Snares Islands, and Auckland Islands; at depths of 7–110 m).

Paratypes: **SMNS uncat.**, 10 specimens – off Seymour Island, Doubtful Sound, Fiordland, New Zealand, 45°18′S 167°00′E, 12 m depth – HARDY, G. S. – 28 Feb. 1985.
Further type material: Holotype: NMNZ P.16927. – Paratypes: AMS uncat. (10). – BMNH uncat. (10). – NMNZ P.15346 (20), P.15410 (43), P.15906 (1), P.15908 (1), P.16380 (1), P.17008 (3), P.17042 (7), P.18255 (1), P.18285 (2), P.18442 (4), P.20108 (3), P.21194 (7), P.21653 (1), P.21808 (1), P.21815 (8), P.24649 (4), P.25095 (3), P.25694 (2), P.26653 (20), P.26662 (5), P.27800 (18), P.28284 (8), P.30198 (31). – USNM uncat. (10).

Grahamina signata Fricke & Roberts, 1993: 16–19, fig. 9 (New Zealand, South Island: South-Westland, Otago; North Island: NE Northland, W Northland, west coast, Hawke Bay, Wellington area; Auckland Islands; extremely exposed rocky shores, 0.3–3 m depth).
Paratypes: **SMNS 13916**, 66 specimens, 21.3–73.0 mm SL – New Zealand, South Island, Tauranga Bay, 3 km SSW Cape Foulwind, 15 km WSW Westport, 41°47′S 171°27′E, 0–1.5 m depth – FRICKE, R. – 21 Nov. 1992.
SMNS 13933, 21 specimens, 25.8–69.1 mm SL – New Zealand, South Island, 3 km SW Barrytown, 20 km NNE Greymouth, 42°15′S 171°16′E, 0–3.5 m depth – FRICKE, R. – 22 Nov. 1992.
SMNS 14047, 1 specimen, 43.8 mm SL – New Zealand, South Island, Allan Beach, Otago Peninsula, 14 km E Dunedin, 45°54′S 170°42′E, rock pools – FRICKE, R. – 4 Dec. 1992.
Further type material: AMS I. 34234–001 (5 paratypes). – BMNH 1993.9.24: 1–5 (5 paratypes). – NMNZ P.14109 (2 paratypes), NMNZ P.17083 (17 paratypes), NMNZ P.30570 (5 paratypes), NMNZ P.30571 (holotype). – USNM 326614 (5 paratypes).

Helcogramma larvata Fricke & Randall, 1992: 6–9, figs. 5–6 (North Male Atoll, Maldives).
Paratype: **SMNS 11577**, 1 male, 19.2 mm SL – Maldives Is., North Male Atoll, Male Is., 4°11′N 74°30′10″E, ocean side, off sea wall, surge channel with boulders, 0–1.5 m depth – RANDALL, J. E., ANDERSON, R. C., ADAM, M. S. & MILTON, D. A. – 25 Mar. 1988.
Further type material: BPBM 34518 (holotype), BPBM 34519 (1 paratype), BPBM 34520 (1 paratype).

Helcogramma maldivensis Fricke & Randall, 1992: 9–11, figs. 7–8, pl. 1 (North and South Male Atolls, Maldives).
Holtoype: **SMNS 11468**, male, 25.4 mm SL – Maldives Is., South Male Atoll, Kandooma Is., 3°55′38″N 74°29′33″E, SW outer reef, isolated coral heads, underneath overhanging coral, 0.5–1.5 m depth – FRICKE, R. – 12 Nov. 1988.
Paratypes: **SMNS 11469**, 2 males and 2 females, 17.5–22.3 mm SL, (same data as holotype).
SMNS 11470, 2 males (17.6–21.6 mm SL) and 1 female (18.9 mm SL) (same locality as holotype) – FRICKE, R. – 13 Nov. 1988.
SMNS 11471, 1 male, 17.8 mm SL (same locality as holotype) – FRICKE, R. – 14 Nov. 1988.
SMNS 11472, 1 male, 22.2 mm SL (same locality as holotype) – FRICKE, R. – 17 Nov. 1988.
SMNS 11473, 1 male, 23.3 mm SL (same locality as holotype) – FRICKE, R. – 18 Nov. 1988.
Further type material: BMNH 1991.4.15: 1 (1 paratype). – BPBM 18889 (2 paratypes), BPBM 32904 (3 paratypes), BPBM 32976 (1 paratype), BPBM 34521 (1 paratype). – CAS 75979 (1 paratype). – MNHN 1991–0700 (1 paratype). – NSMT-P 34632 (1 paratype). – RUSI 36705 (1 paratype). – USNM 316488 (1 paratype). – ZMB 32033 (1 paratype).

Helcogramma novaecaledoniae Fricke, 1994: 429–430, fig. 93 (New Caledonia; depths of 3–38 m).
Paratypes: **SMNS 13912**, 2 males, 30.7–32.1 mm SL, and 1 female, 31.0 mm SL – Passe de Saint-Vincent, Grande-Terre, New Caledonia, 22°02′06″S 165°58′24″E, 3 m depth – KULBICKI, M. L. & R/V "Alis" – 20 Mar. 1990.

SMNS 13913, 1 male, 36.0 m SL, same data as SMNS 13912.
Further type material: Holotype: MNHN uncat. – Paratypes: MNHN uncat. (3).

Zoarcidae

Lycodes brachycephalus Pappenheim, 1913: 179–180, pl. 10, fig. 3 („Es liegen von dieser Art 58 vollständige Exemplare vor (neben zahlreichen Köpfen). . .")
= *Pachycara brachycephalum* (Pappenheim, 1913) (Anderson in Gon & Heemstra, 1990: 274).
Syntypes: **SMNS 4605**, 2 specimens, 103.1 mm and 158.4 mm SL, 105.7 and 161.5 mm TL – Gauss-Station, Antarctica, 66°15′S 88°55′E, 385 m depth – Deutsche Südpolar-Expedition 1901–1903 – Inv. Date: 1912.
Further type material: ZMB 18927 (1 syntype), ZMB 18928 (5 syntypes), ZMB 18929 (1 syntype), ZMB 18931 (5 syntypes), ZMB 18933 (1 syntype), ZMB 18934 (2 syntypes), ZMB 18935 (6 syntypes), ZMB 18936 (2 syntypes), ZMB 18937 (3 syntypes), ZMB 18938 (1 syntype), ZMB 18939 (1 syntype), ZMB 18940 (2 syntypes), ZMB 21356 (1 syntype), ZMB 24093 (4 syntypes). – ZMH 8156 (2 syntypes).

Lycodichthys antarcticus Pappenheim, 1911: 383 („zahlreiche Exemplare, die größten von etwa 20 cm Länge").
Valid (Anderson in Gon & Heemstra, 1990: 267).
Syntype: **SMNS 4607**, 1 specimen, 169.5 mm SL, 175.4 mm TL – Gauss-Station, Antarctica, 66°15′S 88°55′E, 385 m depth – Deutsche Südpolar-Expedition 1901–1903 – Inv. Date: 1912.
Further type material: ZMB 18941 (6 syntypes), ZMB 18942 (2 syntypes), ZMB 18943 (3 syntypes), ZMB 18944 (2 syntypes), ZMB 18945 (1 syntype), ZMB 18946 (1 syntype). – ZMH 8157 (1 syntype).

5. Acknowledgments

The author would like to thank D. F. Hoese, M. McGrouther, J. Paxton, S. Reader, T. Trnski (AMS, Sydney), Lee C.-L. (BKNU, Kunsan), O. Crimmen, N. Merrett, D. Siebert (BMNH, London), J. E. Randall (BPBM, Hololulu), W. N. Eschmeyer, T. Iwamoto (CAS, San Francisco), K. E. Hartel (MCZ, Cambridge, Mass.), G. Duhamel (MNHN, Paris), A. Stewart (NMNZ, Wellington), B. Herzig (NMW, Wien), H. K. Larson (NTM, Darwin), M. J. P. van Oijen (RMNH, Leiden), W. Klausewitz, C. Köhler, F. Krupp, F. Uiblein, H. Zetzsche (SMF, Frankfurt/Main), V. G. Springer, J. T. Williams (USNM, Washington D. C.), H.-J. Paepke (ZMB, Berlin), H. Wilkens (ZMH, Hamburg), J. Nielsen (ZMUC, Copenhagen). A. P. Andriashev (ZISP, St. Petersburg). F. Krupp (SMF), P. Miller (Zoology Department, Bristol University), and T. Nakabo (Kyoto University, Faculty of Fisheries) gave additional information.

6. References

Agassiz, L. (1850): Lake Superior, its physical character, vegetation, and animals, compared with those of other and similar regions. VI. Fishes of Lake Superior compared with those of the other great Canadian lakes. – Pp. 246–377, pls. 1–5; Boston (Gould, Kendall & Lincoln).

Allen, G. R. (1991): Riffbarsche der Welt. – 271 pp.; Melle (Mergus).

Andriashev, A. P. (1976): On the first fishes from the Antarctic collected by Captain James C. Ross's expedition and some problems of marine cryobiology. – Zool. J., **55**: 866–878; Washington, D. C.

Banarescu, P. (1953): Variatia geografica, filogenia si ecologia cyprinidului *Gobio kessleri*. – Studii Cerc. stiint. Cluj, **4** (1–2): 246–263; Bucuresti.

– (1961): Weitere systematische Studien über die Gattung *Gobio* (Pisces, Cyprinidae), insbesondere im Donaubecken. – Věst. čsl. zool. Spol., **25** (4): 318–346; Praha.

BATH, H. (1990a): Taxonomie und Verbreitung von *Parablennius* Ribeiro, 1915 an der W-Küste Afrikas und der Kapverdischen Inseln mit Revalidation von *P. verryckeni* (Poll, 1959) und Beschreibung drei neuer Arten (Pisces: Blenniidae). – Senckenbergiana biol., **70** (1–3): 15–69; Frankfurt/Main.

– (1990b): Über eine neue Art der Gattung *Scartella* von den Kapverdischen Inseln (Pisces: Blenniidae). – Mitt. Pollichia, **77**: 395–407; Bad Dürkheim.

– (1992): Revision der Gattung *Praealticus* Schultz & Chapman 1960. – Senckenbergiana biol., **72** (4/6): 237–316; Frankfurt/Main.

BERG, L. S. (1964): Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries. – Vol. **2**, 4th ed., 496 pp.; Jerusalem (English translation: Israel Program for Scientific Translations).

– (1966): Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries. – Vol. **3**, 4th ed., 510 pp., 1 map; Jerusalem (English translation: Israel Program for Scientific Translations).

BERKENKAMP, H. O. & V. ETZEL (1986): Revision der asiatischen Gattung *Aplocheilus* McClelland, 1839 (Familie Aplocheilidae Bleeker, 1860). 2. Teil. Wiederbeschreibung von *Apl. blockii* sowie *Apl. parvus* und Kreuzungsergebnisse der Artengruppe *Apl. blockii*. – DKG-Journal (Deutsche Killifisch-Gesellschaft), **18** (5): 57–70; Wiesbaden.

BLEEKER, P. (1851): Over eenige nieuwe soorten van Pleuronectoiden van den Indischen Archipel. – Nat. Tijds. Nederlandsch-Indie, **1**: 401–416; Batavia-Weltevreden.

BRAUER, A. (1902): Diagnosen von neuen Tiefseefischen, welche von der Valdivia-Expedition gesammelt sind. – Zool. Anz., **25**: 277–298; Jena.

– (1905): Die Gattung *Myctophum*. – Zool. Anz., **28** (10): 377–404; Jena.

– (1906): Die Tiefseefische. I. Systematischer Teil. – *In*: CHUN, C.: Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia". – **15** (1), 432 pp., 16 pls.; Jena (Fischer).

– (1908): Die Tiefseefische. II. Anatomischer Teil. Atlas. – *In*: CHUN, C.: Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia". – **15** (2), 44 pls.; Jena (Fischer).

DAGET, J., J.-P. GOSSE & D. F. E. THYS VAN DEN AUDENAERDE (eds.) (1986): Check-list of the freshwater fishes of Africa, 2.–XIV + 520 pp.; Bruxelles, Tervuren & Paris (IRSN, MRAC et ORSTOM).

FOWLER, H. W. (1945): Los peces del Peru. Catálogo sistemático de los peces que habitan en aguas peruanas. – 298 pp.; Lima (Museo de Historia Natural "Javier Prado" y Universidad Nacional Mayor de San Marcos).

FRICKE, R. (1983): Revision of the Indo-Pacific genera and species of the dragonet family Callionymidae (Teleostei). – X + 774 pp.; Braunschweig (J. Cramer).

– (1990): A new and a rare species of dragonet (Teleostei: Callionymidae) from New Guinea and the Solomon Islands. – Stuttgarter Beitr. Naturk., (A) **446**: 1–13; Stuttgart.

– (1991a): Catalogue of the fish collection of the Staatliches Naturhistorisches Museum in Braunschweig. – Braunschw. naturk. Schr., **3** (4): 1021–1049; Braunschweig.

– (1991b): Types and historical materials in the fish collection of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. Part 1. The BLEEKER collection. – Stuttgarter Beitr. Naturk., (A) **471**: 1–85; Stuttgart.

– (1992a): Revision of the family Draconettidae (Teleostei), with descriptions of two new species and a new subspecies. – J. nat. Hist., **26**: 165–195; London.

– (1992b): Types in the fish collection of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. Part 2. The KLUNZINGER collection. – Stuttgarter Beitr. Naturk., (A) **473**: 1–25; Stuttgart.

– (1992c): *Synchiropus kuiteri*, a minute new dragonet (Callionymidae) from Flores, Indonesia. – Revue fr. Aquariol., **19** (3): 81–84; Nancy.

– (1993a): A new species of the genus *Callionymus* (Teleostei: Callionymidae) from Papua New Guinea. – Stuttgarter Beitr. Naturk., (A) **491**: 1–4; Stuttgart.

– (1993b): Pisces Teleostei: Callionymidae of New Caledonia, with descriptions of new species. – *In*: CROSNIER, A. (ed.): Résultats des campagnes MUSORSTOM, volume 11. – Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris, **158**: 361–376; Paris.

– (1994, 5 Sep.): Tripterygiid fishes of Australia, New Zealand and the Southwest Pacific

Ocean, with descriptions of 2 new genera and 16 new species (Teleostei). – Theses Zoologicae, **24**: IX + 585 pp.; Königstein (Koeltz Scientific Books).

FRICKE, R. & M. Z. BROWNELL (1993): Two new dragonets of the genus *Callionymus* (Callionymidae) and a record of *Callionymus corallinus* from Miyake-jima, Izu Islands, Japan. – Jap. J. Ichthyol., **40** (1): 1–10; Tokyo.

FRICKE, R. & I. KOCH (1990): A new species of the lantern shark genus *Etmopterus* from Southern Africa (Elasmobranchii: Squalidae). – Stuttgarter Beitr. Naturk., (A) **450**: 1–9; Stuttgart.

FRICKE, R. & LEE C.-L. (1993): *Callionymus leucopoecilus*, a new dragonet (Callionymidae) from the Yellow Sea. – Jap. J. Ichthyol., **39** (4): 275–279; Tokyo.

FRICKE, R. & J. E. RANDALL (1992): Tripterygiid fishes of the Maldives Islands, with descriptions of two new species (Teleostei: Blennioidei). – Stuttgarter Beitr. Naturk., (A) **484**: 1–13, pl. 1; Stuttgart.

FRICKE, R. & C. D. ROBERTS (1993): *Grahamina*, a new genus for robust-bodied triplefins (Teleostei: Tripterygiidae) from New Zealand and Australia, with description of a new species. – Stuttgarter Beitr. Naturk., (A) **504**: 1–19; Stuttgart.

GARMAN, S. (1881): New and little-known reptiles and fishes in the museum collections. – Bull. Mus. comp. Zool. Harv., **8** (3): 85–93; Cambridge, Massachusetts.

GÉRY, J. (1977): Characoids of the world. – 672 pp.; Neptune City (Tropical Fish Hobbyist Publications).

GON, O. & P. C. HEEMSTRA (eds.) (1990): Fishes of the Southern Ocean. – XVIII + 462 pp., 12 pls.; Grahamstown (J. L. B. Smith Institute of Ichthyology).

GÜNTHER, A. (1859): Catalogue of the Acanthopterygian fishes in the collection of the British Museum, 1. – XXXI + 524 pp.; London (British Museum).

– (1860): Third list of the cold-blooded Vertebrata collected by Mr. FRASER in Ecuador. – Proc. Zool. Soc., **28**: 233–240; London.

– (1860–1870): Catalogue of the (Acanthopterygian) fishes in the (collection of the) British Museum. – vol. **2**, XXII + 548 pp., 1860; vol. **4**, XXII + 534 pp., 1862; vol. **5**, XXII + 455 pp., 1864; vol. **6**, XV + 368 pp., 1866; vol. **7**, XX + 512 pp., 1868; vol. **8**, XXV + 549 pp., 1870; London (British Museum).

– (1861): Catalogue of the Acanthopterygian fishes in the collection of the British Museum, 3. – XXV + 586 pp., London (British Museum).

HOLCIK, J. (1986): The freshwater fishes of Europe. 1/I. Petromyzontiformes. – 313 pp.; Wiesbaden (Aula).

HOWES, G. (1982): Review of the genus *Brycon* (Teleostei: Characoidei). – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), (Zool.) **43** (1): 1–47; London.

JORDAN, D. S. (1887): A catalogue of the fishes known to inhabit the waters of North America north of the Tropic of Cancer with notes on the species discovered in 1883 and 1884. – Rep. U.S. Commnr Fish., **13**, (1885): 789–973; Washington D.C.

JORDAN, D. S., B. W. EVERMANN & H. W. CLARK (1930): Checklist of the fishes and fishlike vertebrates of North and Middle America north of the northern boundary of Venezuela and Colombia. – Rep. U. S. Commnr Fish., App. 10, (1928): 1–670; Washington, D. C.

KESSLER, K. (1870): Volzhskaya minoga (*Petromyzon wagneri* n. sp.). – Trudy Sankt-Petersburgskogo obshchestva estestvoznaniya ispytatelej, **1**: 207–214; St. Petersburg.

– (1872): Ikhtiologicheskaya fauna Turkestana. – Izvestiya obshchestva lyubitelei estestvoznaniya, antropologii i etnografii, **10** (1): 47–79; St. Petersburg.

– (1874): Putechestvie A. P. FEDSCHENKO v Turkestan. Ryby. – Izvestiya obshchestva lyubitelei estestvoznaniya, antropologii i etnografii, **11** (3): 1–63; St. Petersburg.

KLUNZINGER, C. B. (1872): Zur Fischfauna von Süd-Australien. – Arch. Naturgesch., **38** (1): 17–47; Leipzig.

– (1880): Die v. MÜLLER'sche Sammlung australischer Fische in Stuttgart. – Sber. Akad. Wiss., Wien, (1) **80**, (1879): 325–430, pls. 1–9; Wien.

KRAUSS, F. (1879): Beiträge zur Fauna Württembergs. 5. Eine Varietät der Nase (*Chondrostoma nasus* L.). – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ. **35**: 348–349; Stuttgart.

– (1882): Beiträge zur Fauna Württembergs. 1. *Barbus fluviatilis* Ag. var. *alba*. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ. **38**: 346; Stuttgart.

KRUPP, F. & W. SCHNEIDER (1989): The fishes of the Jordan River drainage basin and Azraq Oasis. – Fauna Saudi Arab., **10**: 347–416; Jeddah.

LEE, D. S., C. R. GILBERT, C. H. HOCUTT, R. E. JENKINS, D. E. MCALLISTER & J. R. STAUFFER, Jr. (1980): Atlas of North American freshwater fishes. – X + 867 pp.; Raleigh (North Carolina State Museum).

LORTET, L. (1878): Poissons et reptiles du lac de Tibériade et de quelques autres parties de la Syrie. – Archs Mus. Hist. nat. Lyon, **2**: 99–189, pls. 6–18; Lyon.

LÜTKEN, C. F. (1874): Siluridae novae Brasiliae centralis a clarissimo J. REINHARDT in provincia Minas-geraes circa oppidulum Lagoa Santa, praecipue in flumine Rio das Velhas et affluentibus collectae, secundum characteres essentiales breviter descriptae. – Overs. K. dansk. Vidensk. Selsk. Forh., **1874**: 29–36; Kjøbenhavn.

– (1875): Characinae novae Brasiliae centralis a clarissimo J. REINHARDT in procincia Minas Gerais circa oppidulum Lagoa Santa in lacu eiusdem nominis, flumine Rio das Velhas et rivulis affluentibus collectae, secundum characteres essentiales breviter descriptae. – Overs. K. dansk. Vidensk. Selsk. Forh., (1874) **1875**: 127–142; Kjøbenhavn.

MCALLISTER, D. E. (1990): A list of the fishes of Canada. – Syllogeus, **64**: 1–310; Ottawa.

MCCULLOCH, A. R. (1911): Zoological results of the fishing experiments carried out by the F. I. S. "Endeavour" 1909–1910. – Report on the fishes obtained by the F.I.S. "Endeavour" on the coasts of New South Wales, Victoria, South Australia and Tasmania, **1** (1): 1–87, pls. 1–11; Sydney.

– (1929): A check-list of the fishes recorded from Australia, I–III. – Mem. Aust. Mus., **5** (1–3): 1–436; Sydney.

MALABARBA, L. R. (1989): Historico sistematico e lista comentada das especies de peixes de agua doce do sistema de Laguna dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil. – Comun. Mus. Cienc. PUCRS, (Sér. Zool.) **2** (8): 107–179; Porto Alegre.

MEEK, S. E. (1904): The fresh-water fishes of Mexico north of the Isthmus of Tehuantepec. – Publs Field Columbian Mus., (Zool. Ser.) **5**: I–LXIII + 1–252, pls. 1–17; Chicago.

NELSON, J. S. (1984): Fishes of the world. – 2nd ed., XV + 523 pp.; New York (J. Wiley).

NICHOLS, J. T. (1943): The fresh-water fishes of China. – XXVI + 322 pp.; New York (American Museum of Natural History).

NIELSEN, J. G. (1974): Fish types in the Zoological Museum of Copenhagen. – 115 pp.; Copenhagen (Zoological Museum).

NIJSSEN, H. & I. J. H. ISBRÜCKER (1980): A review of the genus *Corydoras* Lacépède, 1803 (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). – Bijdr. Dierk., **50** (1): 190–220; Amsterdam.

OGILBY, J. D. (1898): On some Australian Eleotrinae. – Proc. Linn. Soc. N. S. W., **23**: 783–793; Sydney.

PAPPENHEIM, P. (1911): Neue antarktische Fische. – Sber. Ges. naturf. Fr. Berl., **1911**: 382–383; Berlin.

– (1913): Die Fische der Deutschen Südpolar-Expedition 1901–1903. I. Die Fische der Antarktis und Subantarktis. – Pp. 161–182, pls. 9–10. – *In*: DRYGALSKI, E. VON (ed.): Deutsche Südpolar-Expedition 1901–1903 im Auftrage des Reichsamtes des Inneren. XIII. Band; Zoologie, V. Band. – VII + 402 pp., 46 pls.; Berlin (G. Reimer).

PAXTON, J. R., D. F. HOESE, G. R. ALLEN & J. E. HANLEY (1989): Zoological catalogue of Australia. Vol. 7. Pisces: Petromyzontidae to Carangidae. – XII + 665 pp.; Canberra (Australian Government Publishing Service).

PINTO, S. Y. (1974): Peixes de agua doce da Guanabara. – Archos Mus. Hist. nat., Univ. Minas Gerais, **1**: 49–125; Belo Horizonte.

POPTA, C. M. L. (1908): Einige Fischarten aus China, *Xenocypris lampertii* und *Chanodichthys stenzii* nn. spp. – Zool. Anz., **32**, (1907): 243–251; Jena.

– (1911): Ueber Fische von Wladiwostok und von Blagoweschtensk a. Amur, gesammelt von Herrn Dr. P. v. WITTENBURG. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **1911**: 333–353; Stuttgart.

PUTNAM, F. W. (1863): List of the fishes sent by the museum to different institutions, in exchange for other specimens, with annotations. – Bull. Mus. comp. Zool. Harv., **1**: 1–16; Cambridge, Massachusetts.

QUÉRO, J. C., J. C. HUREAU, C. KARRER, A. POST & L. SALDANHA (eds.) (1990): Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic. II. – Pp. 520–1080; Lisboa (UNESCO).

RIDE, W. D. L., C. W. SABROSKY, G. BERNHARDI & R. V. MELVILLE (eds.) (1985): International code of zoological nomenclature, 3rd ed. – XX + 338 pp.; London (International Trust for Zoological Nomenclature).

SAINSBURY, K. J., P. J. KAILOLA & G. G. LEYLAND (1985): Continental shelf fishes of Northern and North-Western Australia. An illustrated guide. – VIII + 375 pp.; Canberra (Clouston & Hall).

SCHULZ, L. P. (1949): A further contribution to the ichthyology of Venezuela. – Proc. U. S. nat. Mus., **99** (3235): 1–211; Washington D. C.

SCOTT, T. D., C. J. M. GLOVER & R. V. SOUTHCOTT (1974): The marine and freshwater fishes of South Australia. 2nd ed. – 393 pp.; Adelaide (D. J. Woolman, Govt. Printer).

SHEN, S.-C. & K.-Y. WU (1994, 31 July): A revision of the tripterygiid fishes from coastal waters of Taiwan with descriptions of two new genera and five new species. – Acta zool. taiwanica, **5** (2): 1–32; Taipei.

SMITH, M. M. & P. C. HEEMSTRA (1986): SMITH's sea fishes. – XX + 1046 pp., 144 pls.; Johannesburg (Macmillan South Africa).

SPRINGER, V. G. & J. T. WILLIAMS (1994): The Indo-West Pacific blenniid fish genus *Istiblennius* reappraised: a revision of *Istiblennius, Blenniella*, and *Paralticus*, new genus. – Smithson. Contr. Zool., **565**: 1–193; Washington, D.C.

STEINDACHNER, F. (1870): Ichthyologische Notizen (X) (Schluss). – Sber. Akad. Wiss. Wien, (math.-nat. Cl.), **61** (1): 623–642, pls 1–5; Wien.

– (1879a): Ichthyologische Beiträge (VII). – Sber. Akad. Wiss. Wien (math.-nat. Cl.), (1878), **78** (1): 377–400; Wien.

– (1879b): Einige neue und seltene Fisch-Arten aus den K. K. Zoologischen Museen zu Wien, Stuttgart und Warschau. 1. Zur Fisch-Fauna von Süd-Australien. – Denkschr. Akad. Wiss., Wien, **41** (1): 1–52, pls. 1–9; Wien.

– (1879c): Zur Fisch-Fauna des Magdalenen-Stromes. – Denkschr. Akad. Wiss. Wien, (math.-nat. Cl.) **39**: 19–78, pls 1–15; Wien.

– (1880): Ichthyologische Beiträge (VIII). – Sber. Akad. Wiss. Wien (math.-nat. Cl.), **80** (1), (1879): 119–191, pls. 1–3; Wien.

– (1910): (Das w. M. Hofrat F. STEINDACHNER berichtet über eine neue *Loricaria*-Art aus dem Flussgebiete des Jaraguá und der Ribeira im Staate S. Paulo und Sa. Catharina, über eine mit *Ancistrus aculeatus* (Perugia) = *Ancistrus gigas* (Blgr.) Reg. sehr nahe verwandte *Ancistrus*-Art aus dem Rio S. Francisco bei Barra, über eine neue *Corydoras*-Art aus dem Jaraguá und über die äußeren Geschlechtsunterschiede von *Corydoras kronei*, Ribeira). – Anz. Akad. Wiss. Wien, (math.-nat. Cl.) **47** (8): 57–62; Wien.

VEESENMAYER, G. (1884): Beiträge zur Fauna Württembergs. I. *Barbus fluviatilis* var. *aurata*. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ. **40**: 325–326; Stuttgart.

WEBER, M. (1917): Süsswasserfische von Neu-Guinea. Ein Beitrag zur Frage nach dem früheren Zusammenhang von Neu-Guinea und Australien. – Nova Guinea, (5, Zool.) **1917**: 201–267, pls. 11–13; Leiden.

WEBER, M. & L. F. DE BEAUFORT (1936): The fishes of the Indo-Australian Archipelago. VII. Perciformes (continued). Families: Chaetodontidae, Toxotidae, Monodactylidae, Pempheridae, Kyphosidae, Lutjanidae, Lobotidae, Sparidae, Nandidae, Sciaenidae, Malacanthidae, Cepolidae. – XVI + 607 pp.; Leiden (Brill).

WHITEHEAD, P. J. P. (1985): FAO species catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world (suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings. Part 1 – Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. – X + 303 pp.; Rome (FAO).

WHITEHEAD, P. J. P., M.-L. BAUCHOT, J.-C. HUREAU, J. NIELSEN & E. TORTONESE (1986): Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. Vol. 3. – Pp. 1015–1473; Paris. (UNESCO).

WHITEHEAD, P. J. P., G. J. NELSON & T. WONGRATANA (1988): FAO species catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world (suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings. Part 2 – Engraulididae. – Pp. I–VIII + 305–579; Rome (FAO).

WHITLEY, G. P. (1929): Some fishes of the order Amphiprioniformes. – Mem. Queensland Mus., **9** (3): 207–246, pls. 27–28; Brisbane.

– (1931): New names for Australian fishes. – Aust. Zool., **6** (4): 310–334, pls. 25–27; Sydney.
WIRTZ, P. & H. BATH (1982): *Lipophrys bauchotae* n. sp. from the eastern tropical Atlantic (Pisces: Blenniidae). – Senckenbergiana biol., **62** (4–6): 225–232; Frankfurt/Main.
– & – (1989): *Lipophrys caboverdensis* n. sp. from the Cape Verde Islands (Pisces: Blenniidae). – Senckenbergiana biol., **69** (1–3): 15–27; Frankfurt/Main.

7. Index

(***Types*** are printed in ***bold*** type)

Acestrorhynchus lacustris 9
Achirus rautheri 18
africana, Eleotris 12
africana, Parachanna 8
africanus, Bostrychus 12
africanus, Ophiocephalus 8
alba, Barbus fluviatilis 10
alba, Cyclothone 15
alba, Cyclothone signata 15
albula, Curimata 10
Alburnus formosus 10
Alburnus lineolatus 10
Alburnus rubellus 10
Alburnus zonatus 10
Ammocrypta pellucida 13
Anostomidae 4
antarcticus, Lycodichthys 21
Aplocheilidae 4
Aplocheilus blockii 4
Apopterygion oculus 19
Astyanax bimaculatus lacustris 9
Astyanax caucanus 8
Astyanax scabripinnis rivularis 9
Auchenipteridae 4
Auchenipterus lacustris 4
aurata, Barbus fluviatilis 10
australis, Engraulis 13
Awaous flavus 14

Bagridae 5
Barbus barbus barbus 10
Barbus fluviatilis alba 10
Barbus fluviatilis aurata 10
bauchotae, Lipophrys 5
bichrous, Enneapterygius 19
bicornis, Parequula 13
bimaculatus lacustris, Astyanax 9
Blenniidae 5
blockii, Aplocheilus 4
borchgrevinki, Pagothenia 17
Bostrychus africanus 12
brachycephalum, Pachycara 21
brachycephalus, Lycodes 21
brachysoma, Pagothenia 16
brachysoma, Trematomus 16
brandtii, Serrasalmo 8
brandtii, Serrasalmus 8
brasiliensis, Trichomycterus 19
Brycon dentex 8
Brycon reinhardtii 8
bucchichi, Gobius 14

caboverdensis, Lipophrys 5
caboverdiana, Scartella 6
Callichthyidae 6
Callionymidae 6
Callionymus colini 6
Callionymus curvispinis 6
Callionymus gardineri rivatoni 6
Callionymus leucopoecilus 7
Callionymus persicus izuensis 7
Callionymus superbus 7
Callionymus tethys 7
Carassiops klunzingeri 12
Caspiomyzon wagneri 17
caucanus, Astyanax 8
caucanus, Tetragonopterus 8
Centrodraco oregonus lineatus 12
Centrodraco rubellus 12
Channidae 8
Chanodichthys stenzii 11
Characidae 8
Chondrostoma nasus macrolepidotus 11
Chromis klunzingeri 18
Chromis magdalenae 9
Chromis tiberiadis 9
Cichlidae 9
claudiae, Synchiropus 7
Clupea macrolepis 10
Clupea neopilchardus 10
Clupeidae 10
colini, Callionymus 6
commersonii, Hypostomus 16
compagnoi, Etmopterus 19
Corydoras ehrhardti 6
Curimata albula 10
Curimatidae 10
Curimatus gilberti gilberti 10
curvispinis, Callionymus 6
Cyclothone alba 15
Cyclothone livida 14
Cyclothone microdon pallida 14
Cyclothone obscura 14
Cyclothone pallida 14

Cyclothone signata alba 15
Cyprinidae 10
Cyprinodon latifasciatus 12
Cyprinodontidae 12
cyprinoides, Eleotris 12

daganensis, Eleotris 12
davidi lamperti, Xenocypris 11
dentata, Raja 18
dentex, Brycon 8
Dexillichthys muelleri 19
dialloi, Parablennius 5
Draconettidae 12

ehrhardti, Corydoras 6
Eleotrididae 12
Eleotris africana 12
Eleotris cyprinoides 12
Eleotris daganensis 12
Eleotris heterura 12
Eleotris kraussii 12
Eleotris lembus 13
Engraulididae 13
Engraulis australis 13
Enneapterygius bichrous 19
Enneapterygius flavoccipitis 19
Enneapterygius gracilis 20
Enneapterygius kermadecensis 20
Enneapterygius larsonae 20
Enneapterygius niger 20
Enneapterygius paucifasciatus 20
Equula novae-hollandiae 16
Etheostomatidae 13
Etheostoma microperca 13
Etmopterus compagnoi 19

flavoccipitis, Enneapterygius 19
flavonigrum, Forsterygion 20
flavus, Awaous 14
fluviatilis alba, Barbus 10
fluviatilis aurata, Barbus 10
formosus, Alburnus 10
Forsterygion flavonigrum 20
fulvidraco, Pseudobagrus 5
fur, Pseudorhamdia 17

galilaeus, Sarotherodon 9
gardineri rivatoni, Callionymus 6
garmani, Notropis 11
Gerreidae 13
gilberti gilberti, Curimatus 10
Gobiidae 14
Gobio kessleri banaticus 11
Gobio kessleri kessleri banaticus 11
Gobius bucchichi 14
Gobius kraussii 14
Gonostomatidae 14
gracilis, Enneapterygius 20
gracilis, Hemigrammus 9
gracilis, Tetragonopterus 9
Grahamina signata 21
guttatus, Percopsis 17

Hasemania nana 9
Helcogramma larvata 21
Helcogramma maldivensis 21
Helcogramma novaecaledoniae 21
Heliastes hypsilepis 18
Hemigrammus gracilis 9
heterura, Eleotris 12
Hypostomus commersonii 16
hypselopterus, Notropis 10
hypsilepis, Heliastes 18

indicus, Pimelepterus 15
Istiblennius spilotus 5
izuensis, Callionymus persicus 7

kermadecensis, Enneapterygius 20
kessleri banaticus, Gobio 11
kessleri kessleri banaticus, Gobio 11
klunzingeri, Carassiops 12
klunzingeri, Chromis 18
klunzingeri, Pardachirus 18
klunzingeri, Pempheris 17
klunzingeri, Segutilum 15
Kraussia 13
kraussii, Eleotris 12
kraussii, Gobius 14
kraussii, Petenia 9
kuiteri, Synchiropus 8
Kyphosidae 15
Kyphosus sydneyanus 15

labrovittatus, Praealticus 6
lacustris, Astyanax bimaculatus 9
lacustris, Acestrorhynchus 9
lacustris, Auchenipterus 4
lacustris, Tetragonopterus 9
lacustris, Xiphorhamphus 9
lamperti, Xenocypris davidi 11
lampertii, Xenocypris 11
larsonae, Enneapterygius 20
larvata, Helcogramma 21
latifasciatus, Cyprinodon 12
Latridae 15
Leiognathidae 16
Leiognathus novaehollandiae 16
lembus, Eleotris 13
Lembus maculatus 13
lemprieri, Raja 18
Leporinus reinhardti 4
Leporinus taeniatus 4
Leptobrama mülleri 16

Leptobramidae 16
Leuciscus squaliusculus 11
leucopoecilus, Callionymus 7
libani, Phoxinellus 11
lima, Plecostomus 16
lineatus, Centrodraco oregonus 12
lineolatus, Alburnus 10
Lipophrys bauchotae 5
Lipophrys caboverdensis 5
livida, Cyclothone 14
Loricariidae 16
Lycodes brachycephalus 22
Lycodichthys antarcticus 22

macrolepidotus, Chondrostoma nasus 11
macrolepis, Clupea 10
maculatus, Lembus 13
maculatus, Philypnus 13
magdalenae, Chromis 9
maldivensis, Helcogramma 21
melbournensis, Parequula 13
microdon pallida, Cyclothone 14
microperca, Etheostoma 13
Microperca punctulata 13
Micropus mülleri 15
mülleri, Dexillichthys 19
mülleri, Leptobrama 16
mülleri, Micropus 15
mülleri, Orqueta 15
mülleri, Pempheris 17
mülleri, Sciaena 18
mülleri, Sciaena (Corvina) 18
mülleri, Synaptura 19
Myctophidae 16
Myctophum valdiviae 16

nana, Hasemania 9
nanus, Tetragonopterus 9
nasus macrolepidotus, Chondrostoma 11
neopilchardus, Clupea 10
niger, Enneapterygius 20
Notolychnus valdiviae 16
Nototheniidae 16
Notropis garmani 11
Notropis hypselopterus 10
Notropis rubellus 10
Notropis zonatus 10
novaecaledoniae, Helcogramma 21
novaecaledoniae, Synchiropus 8
novae-hollandiae, Equula 16
novaehollandiae, Leiognathus 16
novaehollandiae, Ogilbyina 18
novaehollandiae, Pseudochromis 18

obscura, Cyclothone 14
oculus, Apopterygion 19
Ogilbyina novaehollandiae 18
omiscomayus, Percopsis 17
Ophiocephalus africanus 8
oregonus lineatus, Centrodraco 12
Orqueta mülleri 15

Pachycara brachycephalum 21
Pagothenia borchgrevinki 17
Pagothenia brachysoma 16
pallida, Cyclothone 14
pallida, Cyclothone microdon 14
Parablennius dialloi 5
Parablennius salensis 5
Parablennius sierraensis 5
Parabramis pekinensis 11
Parachanna africana 8
Pardachirus klunzingeri 18
Parequula bicornis 13
Parequula melbournensis 13
paucifasciatus, Enneapterygius 20
pekinensis, Parabramis 11
pellucida, Ammocrypta 13
pellucidus, Pleurolepis 13
Pempherididae 17
Pempheris klunzingeri 17
Pempheris mülleri 17
Perca schrenki 17
Percidae 17
Percopsidae 17
Percopsis guttatus 17
Percopsis omiscomayus 17
persicus izuensis, Callionymus 7
Petenia kraussii 9
Petromyzon wagneri 17
Petromyzontidae 17
Philypnus maculatus 13
Phoxinellus libani 11
Pimelepterus indicus 15
Pimelodidae 17
Plecostomus lima 16
Pleurolepis pellucidus 13
Pomacentridae 18
poropterus, Solea 19
Praealticus labrovittatus 6
Pseudobagrus fulvidraco 5
Pseudobagrus wittenburgii 5
Pseudochromidae 18
Pseudochromis novaehollandiae 18
Pseudorhamdia fur 17
Pseudorhamdia vittatus 17
Pseudosciaena soldado 18
punctulata, Microperca 13
punctulatus, Tridentiger 14

Raja dentata 18
Raja lemprieri 18
Rajidae 18
rautheri, Achirus 18

reinhardtii, Brycon 8
reinhardtii, Leporinus 4
rivatoni, Callionymus gardineri 6
rivularis, Astyanax scabripinnis 9
rivularis, Tetragonopterus 9
rubellus, Alburnus 10
rubellus, Centrodraco 12
rubellus, Notropis 10
rubripinna, Cyprinella 11

salensis, Parablennius 5
Sarotherodon galilaeus 9
scabripinnis rivularis, Astyanax 9
Scartella caboverdiana 6
schrenki, Perca 17
Sciaena (Corvina) mülleri 18
Sciaena mülleri 18
Sciaenidae 18
Segutilum klunzingeri 15
Serrasalmo brandtii 8
Serrasalmus brandtii 8
sierraensis, Parablennius 5
signata alba, Cyclothone 15
signata, Grahamina 21
simonis, Tristamella 9
soldado, Pseudosciaena 18
Solea poropterus 19
Soleidae 18
spilotus, Istiblennius 5
Squalidae 19
squaliusculus, Leuciscus 11
stenzii, Chanodichthys 11
superbus, Callionymus 7
sydneyanus, Kyphosus 15
Synaptura mülleri 19
Synchiropus claudiae 7
Synchiropus kuiteri 8
Synchiropus novaecaledoniae 8

taeniatus, Leporinus 4
tethys, Callionymus 7
Tetragonopterus caucanus 8
Tetragonopterus gracilis 9
Tetragonopterus lacustris 9
Tetragonopterus nanus 9
Tetragonopterus rivularis 9
tiberiadis, Chromis 9
Trematomus brachysoma 16
Trichomycteridae 19
Trichomycterus brasiliensis 19
Tridentiger punctulatus 14
Tridentiger trigonocephalus 14
trigonocephalus, Tridentiger 14
Tripterygiidae 19
Tristamella simonis 9

valdiviae, Myctophum 16
valdiviae, Notolychnus 16
vittatus, Pseudorhamdia 17

wagneri, Caspiomyzon 17
wagneri, Petromyzon 17
wittenburgii, Pseudobagrus 5

Xenocypris davidi lampertii 11
Xenocypris lampertii 11
Xiphorhamphus lacustris 9

Zoarcidae 22
zonatus, Alburnus 10
zonatus, Notropis 10.

Author's address:

Dr. Ronald Fricke, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum Schloss Rosenstein), Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Federal Republic of Germany.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

H
932
H

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 525	8 S.	Stuttgart, 20. 6. 1995

Three New Species of *Bembidion* (s. l.), Subgenus *Desarmatocillenus* Netolitzky, from the Philippines and Australia (Insecta: Coleoptera: Carabidae: Bembidiinae)

By Martin Baehr, München

With 5 figures

Summary

Three new species of the genus *Bembidion* (s. l.), subgenus *Desarmatocillenus*, from the Philippines and from Australia are described: *B. (Desarmatocillenus) flavescens* **n. sp.** from Bohol and *B. (D.) leytensis* **n. sp.** from Leyte, both Philippines, and *B. (D.) angustatum* **n. sp.** from northern Queensland, Australia.

A new record of *B. (D.) albovirens* Sloane from northern Queensland is also dealt with.

Zusammenfassung

Drei neue *Bembidion*-Arten aus der Untergattung *Desarmatocillenus* von den Philippinen und aus Australien werden beschrieben: *B. (Desarmatocillenus) flavescens* **n. sp.** von Bohol und *B. (D.) leytensis* **n. sp.** von Leyte, beides Philippinen, sowie *B. (D.) angustatum* **n. sp.** aus Nordostqueensland, Australien.

Außerdem wird ein neuer Fund von *B. (D.) albovirens* Sloane aus Nordqueensland mitgeteilt.

1. Introduction

Within a small sample of Philippine carabids received for identification through courtesy of Dr. W. Schawaller (Stuttgart) I discovered two new species of Bembidiinae of the subgenus *Desarmatocillenus* Netolitzky. Both species are represented by small series including at least one ♂, therefore exact identifications and complete descriptions are possible. Actually most species of the former genus (or subgenus) *Cillenus* and especially of the subgenus *Desarmatocillenus* are very closely related and for species distinction consideration of the ♂ genitalia is very useful. Nevertheless I take the opportunity to describe herein also a new species from northeastern Australia that I collected several years ago. Although a single ♀ only is available, shape and structure of this specimen is so distinctive as to justify the description, even when the ♂ genitalia are still unknown.

"*Cillenus*" is a genus or subgenus of characteristically shaped, elongate species with massive head, long and porrect mandibles, and anteriorly wide, usually markedly cordiform pronotum. All species live close to the sea shore or even in the tidal zone, and their diet, as far as it is known, consists of amphipods, in some species also of dipteran larvae. Apparently the long, pointed mandibles are used for piercing through the intersegmental membranes of their prey. Thus far 23 species have been described, though most species are known only from few or even single specimens, and their distribution and their habits are very inadequately known.

LINDROTH (1980) published a revision of the "taxon *Cillenus*" in which he divided the group into two main taxa. A new genus *Zecillenus* including all species from New Zealand was separated by him from the other Indo-Australian and European species that, in his view, are classified as several subgenera of the genus *Bembidion* proper. His taxonomic treatment was mainly based on characters of the ♂ genitalia, especially on the presence of a long central flagellum in the internal sac of all species of *Zecillenus*, while the other species possess the ordinary "brush" sclerite inside the internal sac that is characteristic for most *Bembidion*. LINDROTH's decision implicates that the "cillene" habitus and way of life has been convergently evolved in the species from New Zealand and the other species. Certainly a final decision will be only possible when more information on the actual way of life and the life histories has been accumulated. However, in view of LINDROTH's decision not even the monophyly of the rest of the species is reliable that are currently divided in five subgenera.

2. Abbreviations

ANIC	Australian National Insect Collection, Canberra;
CBM	Collection M. BAEHR, München;
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart;
<	smaller or shorter than;
>	larger or longer than.

3. Measurements

Measurements have been made under a stereo microscope using an ocular micrometer. For better comparison with the measurements recorded by LINDROTH length has been measured from apex of mandibles (in repose) to apex of elytra. Length of pronotum has been measured from the anterior angle to middle of base.

4. Acknowledgements

I am greatly indebted to Dr. W. SCHAWALLER (Stuttgart) for the kind loan of the Philippine specimens.

5. The species

5.1. *Bembidion (Desarmatocillenus) flavescens* **n. sp.** (Figs 1, 3)

Holotype (♂): Philippines: Bohol, Jao Isl., 6. III. 1991 leg. SCHAWALLER, TRAUTNER & GEIGENMÜLLER (SMNS).

Paratypes: 2 ♀♀, same data (SMNS, CBM).

Diagnosis: Easily identified by the unicolourous yellow surface of pronotum and elytra.

Description: Measurements. Length: 3.95–4.30 mm; width: 1.30–1.37 mm. Ratios. Width/length of prothorax: 1.28–1.33; width widest diameter/base of pronotum: 1.44–1.47; length/width of elytra: 1.67–1.70.

Colour. Pronotum and elytra uniformly light yellow, apex of elytra whitish. Head piceous with faint greenish tinge, though centre of frons and middle of clypeus yellowish. Mandibles light reddish with dark apex. Palpi, antenna, legs, and lower surface light yellowish.

Head. Of ordinary size and shape, large, almost as wide as pronotum. Frontal furrows deep, laterally well delimited. Eyes rather convex. Micoreticulation strong, isodiametric, slightly granulate, but weaker and rather superficial in centre of frons and particularly in middle of clypeus.

Prothorax. Large, wide, markedly cordate. Anterior angles slightly protruding, apex straight, lateral margin anteriorly feebly incurved, hence widest diameter close to apex. Margin evenly sinuate to the absolutely rectangular, laterally not projecting posterior angles. Base laterally excised. Prebasal transverse sulcus deep. Microreticulation distinct, isodiametric, though not granulate.

Elytra. Rather elongate, lateral margins slightly convex. Dorsal surface fairly convex. Shoulder moderately angulate. Prebasal sinuosity moderate, lateral angle of excision angulate. All striae distinct and complete. Intervals gently convex. 3rd stria bisetose. Microreticulation distinct, isodiametric, slightly granulate.

Legs. In both sexes metatrochanter elongated and acute, about 1/2 to 3/5 of length of femur, apparently without sexual differences.

♂ genitalia (Fig. 1a). Both parameres with two terminal setae, though one very short and situated subapically on right paramere. Aedeagus with almost straight lower surface and with wide, downcurved apex. Orificium asymmetric, oblique and straight above apex. Internal sac with "brush"-shaped sclerite and with a complicately coiled sclerite close to base, near apex with an about V-shaped fold.

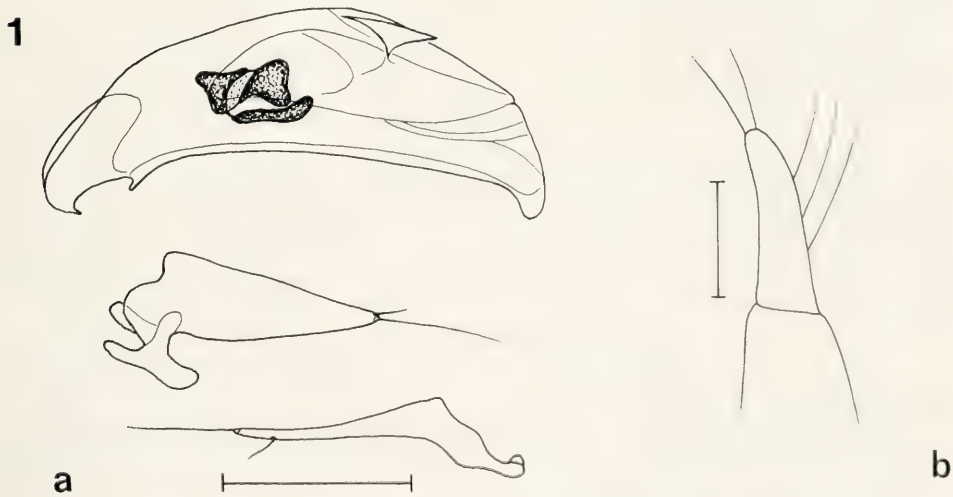


Fig. 1. *Bembidion (Desarmatocillenus) flavescens* n. sp. – 1a. Aedeagus with parameres; – 1b. Stylomere 2. – Scales: 0.25 mm.

♀ genitalia (Fig. 1b). Stylomere 2 very elongate, straight, apex obtuse, with 2 long apical and 3 long lateral subapical setae.

Variation. Very little variation noted.

Distribution: Philippines: Bohol. Known only from type locality.

Habits: Collected at light in mangrove bushes.

Etymology: The name refers to the unicolourous yellow surface.

Note: Although this species is externally well distinguished by its completely yellow colour of pronotum and elytra, it is actually rather closely related to *B. (D.) leytensis* n. sp., especially on behalf of the very similar aedeagus.

Recognition: In the key to the species of subgenus *Desarmatocillenus* (LINDROTH 1980) this species would key out to couplet **9**:

9 Prontotum and elytra completely yellowish without any dark spots or clouds (Philippines) . . . . . ***flavescens* sp. n.**

– Prontotum and elytra not completely yellowish, at least elytra with a dark spot or cloud (Australia, China, Japan) . . . . . **9a**[1])

5.2. *Bembidion (Desarmatocillenus) leytensis* n. sp. (Figs 2, 4)

Holotype (♂): Philippines: Leyte, Visayas State College of Agriculture N Baybay, cultiv. land, 8. III. 1991 leg. SCHAWALLER, TRAUTNER & GEIGENMÜLLER (SMNS).

Paratypes: 1 ♂, 2 ♀♀, same data (SMNS, CBM).

Diagnosis: A dark species with distinct anterior light spot on the elytra. Distinguished from the externally most similar and perhaps closely related species *B. (D.) hoogstraali* (Darlington) by lesser size, shorter metatrochanters, longer, for a short distance parallel basal parts of lateral margin of pronotum, laterally slightly projecting posterior angles of pronotum, and slightly different aedeagus with regard to the presence of a V-shaped fold near apex of internal sac.

Description: Measurements. Length: 3.6–4.4 mm; width: 1.20–1.35 mm. Ratios. Width/length of prothorax: 1.29–1.32; width widest diameter/base of pronotum: 1.44–1.48; length/width of elytra: 1.72–1.74.

Colour. Dark piceous with distinct greenish lustre, head and pronotum in middle sometimes faintly lighter, elytra with yellow epipleurae and marginal interval and with a large, triangular, well delimited yellow spot in anterior half from margin to 2nd interval that is sometimes interrupted on the 4th interval. Sometimes sutural interval slightly lighter. Mandibles reddish with dark apex. Palpi, legs, and base of antenna light yellow, apical part of antenna from 4th segment dark. Lower surface piceous.

Head. Of ordinary size and shape, large, almost as wide as pronotum. Frontal furrows deep, laterally well delimited. Eyes rather convex. Microreticulation strong, isodiametric, slightly granulate.

Prothorax. Large and wide, markedly cordate. Anterior angles slightly protruding, apex straight, lateral margin anteriorly rather incurved, hence widest diameter in

[1]) **9a** = **9** of LINDROTH's key.

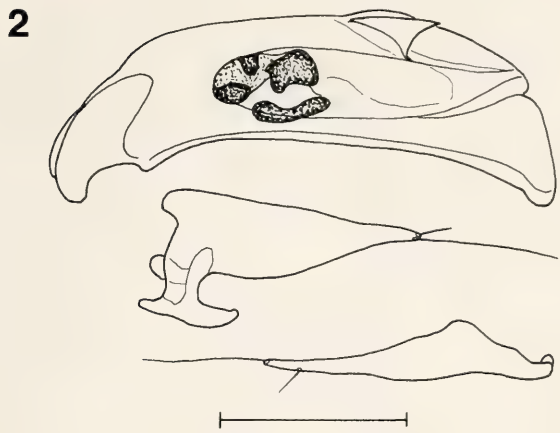


Fig. 2. *Bembidion (Desarmatocillenus) leytensis* n. sp.; aedeagus with parameres. – Scale: 0.25 mm.

anterior fourth. Margin strongly sinuate in front of the about rectangular, though laterally slightly projecting posterior angles. Basal part of lateral margin in front of posterior angles parallel for a short distance. Base laterally excised. Prebasal transverse sulcus deep. Microreticulation distinct, isodiametric, more or less granulate, surface laterally even slightly rugose.

Elytra. Elongate, lateral margins almost straight. Dorsal surface fairly convex. Shoulder distinctly angulate. Prebasal sinuosity moderate, lateral angle of excision angulate. All striae distinct and complete. Intervals gently convex. 3rd stria bisetose. Microreticulation very distinct, isodiametric, slightly granulate.

Legs. In both sexes metatrochanter elongated and acute, in ♂♂ about 2/3, in ♀♀ about 3/5 of length of femur.

♂ genitalia (Fig. 2). Both parameres with two terminal setae, though one very short and situated subapically on right paramere. Aedeagus with almost straight lower surface and with wide, rather suddenly downcurved apex. Orificium asymmetric, oblique and straight above apex. Internal sac with "brush"-shaped sclerite and with a complicately coiled sclerite close to base, near apex with an about V-shaped fold.

♀ genitalia. Stylomere 2 very elongate, straight, apex obtuse, with 2 long apical and 3 long lateral subapical setae, similar to that of *B. (D.) flavescens*.

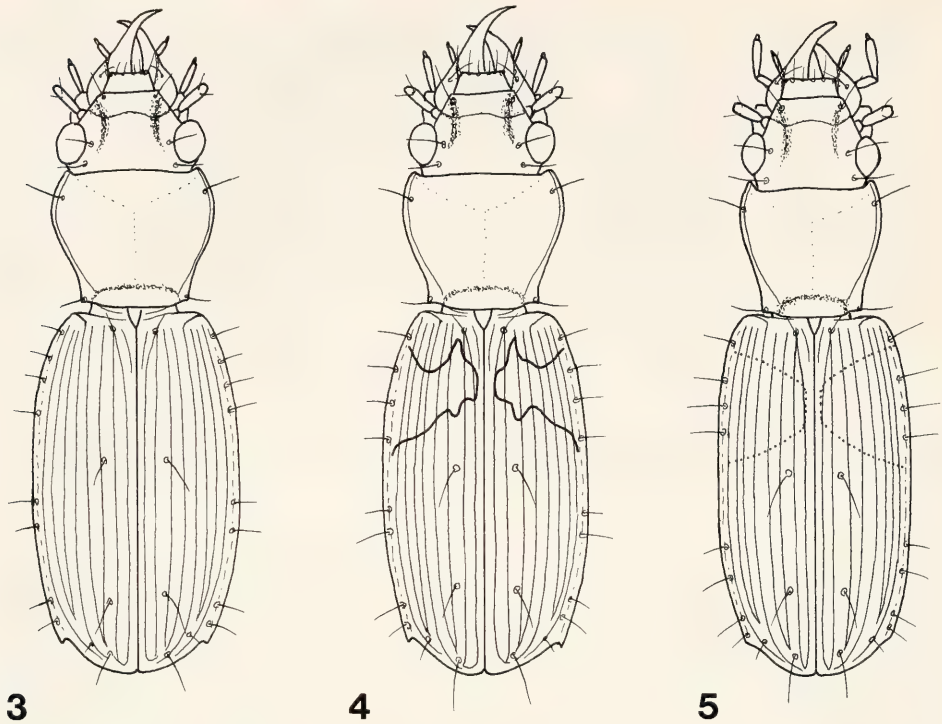
Variation. Apart from some differences in size and shape of elytral spot little variation noted.

Distribution: Philippines: Leyte. Known only from type locality.

Habits: Collected at light in cultivated land near sea shore.

Etymology: The name refers to the provenance of this species.

Note: This species is certainly very closely related to *B. (D.) hogstraali* (Darlington) from Palawan (Philippines) with which it shares shape and pattern. The aedeagus, however, is more similar to that of *B. (D.) alatum* (Darlington) from the Moluccas and Mindanao, because it has a similar V-shaped fold near the apex of the internal sac, and, of course, it is also similar to that of *B. (D.) flavescens* n. sp. (see 5.1.). It differs from *B. (D.) alatum* in that the parameres bear 2 setae in *B. (D.)*



Figs 3–5. Habitus. – 3. *Bembidion (Desarmatocillenus) flavescens* n. sp.; – 4. *B. (D.) leytensis* n. sp.; – *B. (D.) angustatum* n. sp. – Lengths: 4.2 mm; 4.0 mm; 3.5 mm.

leytensis n. sp. instead of a single seta in *B. (D.) alatum*. Hence, *B. (D.) leytensis* takes an intermediate systematic position between *B. (D.) hogstraali* and *B. (D.) alatum* that exactly corresponds to the intermediate geographic range of *B. (D.) leytensis*.

Recognition: For recognition see under following species.

5.3. *Bembidion (Desarmatocillenus) angustatum* **n. sp.** (Fig. 5)

Holotype (♀): Clevedon 30 km E Townsville, N Qld. Australien, 23. 12. 1981, M. Baehr (ANIC).

Diagnosis: Easily identified by very narrow shape, depressed eyes, depressed surface and absolutely parallel sides of the elytra, and inconspicuous and ill-defined elytral spots.

Description: Measurements. Length: 3.5 mm; width: 1.1 mm. Ratios. Width/length of prothorax: 1.18; width widest diameter/base of pronotum: 1.37; length/width of elytra: 1.80.

Colour. Dark piceous with distinct greenish lustre especially on head and pronotum. Elytra with yellowish epipleurae, ill defined reddish marginal interval, and with a large, about triangular, inconspicuous and very ill defined yellowish spot in anterior half from margin to about 2nd interval. Lateral margin near prebasal sinuosity also indistinctly lighter. Also sutural interval slightly lighter. Mandibles reddish

with dark apex. Palpi, legs, and base of antenna light yellow, apical part of antenna from 4th segment gradually but very slightly darkened. Lower surface reddish-piceous to piceous.

Head. Of ordinary shape, though comparatively narrow, almost as wide as pronotum. Eyes rather depressed. Frontal furrows rather deep, laterally quite well delimited. Mandibles less curved than in other species and their apices rather obtuse, though mandibles perhaps rather worn out. Microreticulation strong, isodiametric, though markedly superficial in middle of clypeus and frons, not granulate.

Prothorax. Remarkably narrow, cordate. Anterior angles distinctly and angulately protruding, apex almost straight, lateral margin anteriorly little incurved, widest diameter in anterior fourth. Margin gently sinuate in front of the not fully rectangular, laterally not projecting posterior angles. Prebasal sinuosity elongate. Base comparatively wide, laterally excised. Prebasal transverse sulcus deep. Microreticulation rather distinct, isodiametric, not granulate, on disk highly superficial, hence surface on disk rather glossy. Laterally and near median line surface with some weak transverse strioles.

Elytra. Narrow and elongate, lateral margins absolutely straight. Dorsal surface depressed. Shoulder barely angulate. Prebasal sinuosity shallow, lateral angle of excision feeble, not angulate. All striae distinct and complete. Intervals rather convex. 3rd striae bisetose. Microreticulation distinct, isodiametric, barely granulate, slightly superficial.

Legs. Metatrochanter (in ♀) elongated and very acute, almost 3/4 of length of femur.

♂ genitalia. Unknown.

♀ genitalia. Stylomere 2 very elongate, straight, apex obtuse, with 2 long apical and 3–4 long lateral subapical setae, very similar to that of *B. (D.) flavescens*.

Variation. Unknown.

Distribution: Northeastern Queensland, Australia. Known only from type locality.

Habits: The holotype was captured while digging for *Megacephala* (Cicindelidae) on a salt flat near the coast.

Etymology: The name refers to the narrow body shape.

Note: This species has been discovered exactly in the same area, where *B. (D.) albovirens* (Sloane) occurs. Hence both species may even live sympatrically. They are not very closely related, but the exact relationships of *B. (D.) angustatum* n. sp. are still obscure, because the ♂ genitalia are thus far unknown. Probably it is most closely related to the species group that includes *B. (D.) adelaideae* Lindroth, *B. (D.) albertisi* (Putzeys), *B. (D.) hogstraali* (Darlington), *B. (D.) alatum* (Darlington), and *B. (D.) leytensis* n. sp.

Recognition: In the key to the species of subgenus *Desarmatocillenus* (Lindroth 1980) this species and *B. (D.) leytensis* n. sp. would key out to couplet **8**:

8 Metatrochanters >3/5 length of femur, pointed. Front angles of pronotum protruding. Parameres (when known) with 2 apical setae **8a**

– Metatrochanters about half length of femur, only slightly pointed. Front angles of pronotum not protruding. Parameres with 1 apical seta (Moluccas) . . . . . ***alatum*** Darl.

8a Narrow species with absolutely parallel and depressed elytra. Pronotum narrow, basal angles not fully rectangular. Eyes depressed. Pale elytral spot inconspicuous, very ill delimited (Australia) . . . . . ***angustatum* n. sp.**

– Wider species with slightly convex lateral margins and fairly convex surface of elytra. Pronotum wide, basal angles rectangular or even laterally projecting. Eyes convex. Pale elytral spot conspicuous, well delimited (Philippines) **8b**

8b Larger species, >4.4 mm long. Metatrochanters longer, about 4/5 length of femur. Basal angles of pronotum rectangular, laterally not protruding, basal part of lateral margin evenly sinuate. Aedeagus without V-shaped fold in the internal sac (Palawan) . . . . . ***hogstraali*** Darl.

– Smaller species, <4.4 mm long. Metatrochanters shorter, <2/3 length of femur. Basal angles of pronotum laterally slightly protruding, basal part of lateral margin parallel for some distance. Aedeagus with V-shaped fold in the internal sac (Leyte) . ***leytensis* n. sp.**

5.4. *Bembidion (Desarmatocillenus) albovirens* (Sloane)

Cillenum albovirens Sloane, 1903: 575.
Bembidion (Cillenus) albovirens, Darlington 1962: 9.
Bembidion (Desarmatocillenus) albovirens, Lindroth 1980: 196.

New record: 1 ♂, North Hull River, 20 km E Tully, N Qld. Australien, 16. 1. 1982, M. Baehr (CBM). This locality is about 150 km north of Townsville and corroberates the wide distribution of this species.

Habits: The single specimen was captured at light in lowland rain forest near a tidal river about 5 km from the coast.

Note: This species was described from Townsville, where it was recollected by Darlington (Darlington 1962). According to Moore et alii (1987) it is only known from the type locality. Lindroth (1980), however, gives an additional record from "Stewart R., Queensl." that is probably the similar Stewart River in the lower Cape York Peninsula. If this is correct, then *B. albovirens* has a wide distribution along the east coast of North Queensland.

6. Literature

Darlington, P. J. Jr. (1962): Australian Carabid Beetles. X. Bembidion. – Breviora, **162**: 1–12; Cambridge, Mass.

Lindroth, C. H. (1980): A revisionary study of the taxon *Cillenus* Samouelle, 1819 and related forms (Coleoptera: Carabidae: Bembidiini). – Ent. Scand., **11**: 179–205; Lund.

Moore, B. P., Weir, T. A. & J. E. Pyke (1987): Rhysodidae and Carabidae. – *In*: Zoological Catalogue of Australia, **4**: 17–320; Canberra (Austr. Governm. Publ. Serv.).

Sloane, T. G. (1903): Studies in Australian entomology XII. New Carabidae (Panageini, Bembidiini, Pogonini, Platysmatini, Platynini, Lebiini, with revisional lists of genera and species, some notes on synonymy, etc.). – Proc. Linn. Soc. N. S. W., **28**: 566–642; Sydney.

Authors's address:

Dr. Martin Baehr, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstr. 21, D-81247 München, Germany.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

H
132
H

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 526	22 S.	Stuttgart, 20. 6. 1995

Chrysomelidae (Coleoptera) from Leyte Island, Philippines

By Lev N. Medvedev, Moscow

With 21 figures

Summary

Chrysomelid materials from Leyte Island, Philippines, contain 105 species and 66 genera, of which 14 species and 2 genera are new to science; additionally one new species is described from Luzon. *Ortholema philippina* **n. sp.** (Criocerinae), *Pagellia schawalleri* **n. sp.**, *Rhyparida katrinae* **n. sp.**, *Rhyparida margrafi* **n. sp.**, *Rhyparida diversicornis* **n. sp.**, *Rhyparida weiseana* **n. sp.**, *Phytorus leyteanus* **n. sp.** (Eumolpinae), *Mimastra leyteana* **n. sp.**, *Liroetiella englerae* **n. sp.**, *Mindana substriata* **n. sp.**, *Mindella* **n. gen.** *luzonica* **n. sp.** (type species from Luzon), *Mindella leyteana* **n. sp.**, *Philastra* **n. gen.** *carinata* **n. sp.** (type species from Leyte), *Cassena leyteana* **n. sp.** (Galerucinae), *Prionispa fulva* **n. sp.** (Hispinae). New synonyms: *Cynorta semilimbata* Jacoby **n. syn.** = *Diaphanidea cavifrons* (Duvivier 1885). *Dercetina (Antipha) quadriplagiata* Allard **n. syn.**, *Dercetina (A.) marginella* Allard **n. syn.**, *Dercetina (A.) tibialis* Allard **n. syn.** and *Dercetina (A.) terminata* Allard **n. syn.** = *Dercetina punctata* (Allard 1889). *Sindia schawalleri* Medvedev **n. syn.** = *Aspidomorpha deusta* (Fabricius 1775).

Zusammenfassung

Blattkäfer (Chrysomelidae) von der Insel Leyte, Philippinen, werden behandelt. Das Material enthält 105 Arten und 66 Gattungen, von denen 14 Arten (und eine zusätzlich von Luzon) und 2 Gattungen neu beschrieben werden. Neue Taxa und neue Synonyme siehe „Summary".

Contents

1. Introduction 1
2. Collecting localities on Leyte 2
3. List of Chrysomelidae from Leyte 3
4. Faunal composition and zoogeography 20
5. References 22

1. Introduction

Leyte is a relative large island (about 150 km length from north to south, about 70 km width) of the Philippine Archipelago situated between Luzon in the north and

Mindanao in the south. Leyte is closely adjacent to Samar Island; the two islands are divided by a 2 km wide channel, and connected by a bridge. The central part of Leyte supports a mountain ridge, reaching 1500 m above sea level, covered widely with coconut plantations and with very few remnants of primary and secondary tropical forests. The lowland areas are exclusively used for agricultural purposes, with rice, maize, coconut, sugar cane as well as batatas being planted as the main crops.

The insect fauna of Leyte remains highly insufficiently known as yet. There was no record for Leyte of a chrysomelid in the catalogue of Philippine Coleoptera (Schultze 1916), listing no less than 331 species of Chrysomelidae in the Philippines. During the last few decades, only about a dozen leaf-beetles have been recorded from Leyte, mostly taken from around Tacloban, the capital city in the northeastern part of the island, by an unknown collector, and currently dispersed among several collections. One part of that material has joined to my collection via Staudinger & Bang-Haas. Previous studies of the Philippine Chrysomelidae have been published by Weise 1922, Medvedev 1975 and Scherer 1979.

In 1991, Dr. Wolfgang Schawaller (Stuttgart) visited Leyte Island together with Prof. Dr. Jochen Martens (Mainz), Katrin Geigenmüller and Jürgen Trautner (both Filderstadt), supported locally by Dr. Paciencia Milan and Dr. Josef Margraf (both Visayas State College). They collected a copious and most interesting material of Chrysomelidae comprising 105 species (map see fig. 21). Additional material was collected later in the same year by Anita Engler (Stuttgart). This material constitutes the basis of this paper, some new species of the Alticinae (Medvedev 1993) and a new species of the Cassidinae (Medvedev & Zaitzev 1993) have already been published. The bulk of this material is deposited in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, except for a few duplicates retained by the author. The list below includes also some species recorded from Leyte in the literature or coming from other collections.

Abbreviations

CLMM Collection Lev N. Medvedev, Moscow;
SMNS Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart;
SMTD Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden;
VISCA Visayas State College of Agriculture.

Acknowledgements

I feel particularly obliged to Dr. Wolfgang Schawaller (SMNS) for the opportunity to study this highly interesting material of Chrysomelidae as well as for the help in publishing this paper.

2. Collecting localities on Leyte (fig. 21)

A: Around Visayas State College of Agriculture N Baybay, cultivated land, 0–100 m, 20. II.–13. III. 1991 leg. Schawaller et al.
B: Above Visayas State College of Agriculture N Baybay, secondary forest, 100–200 m, 20. II.–13. III. 1991 leg. Schawaller et al.
C: Above Visayas State College of Agriculture N Baybay, primary forest near Mount Pangasugan, 200–500 m, 20. II.–13. III. 1991 leg. Schawaller et al.
D: Around Visayas State College of Agriculture N Baybay, cultivated land and forest, 0–300 m, IV.–IX. 1991 leg. Engler.
E: Around Lake Danao near Ormoc, primary forest, 500 m, 19. II. & 9. III. 1991 leg. Schawaller et al.
F: Abuyog, secondary and primary forests, 100–300 m, 8. III. 1991 leg. Schawaller et al.
G: SW Abuyog, river bank, 100 m, 28. II. 1991 leg. Schawaller et al.

3. List of Chrysomelidae from Leyte

3.1. *Lema quadripunctata philippinica* Heinze 1941

Material: Localities B, C.

Distribution: Widely distributed in the Oriental region, the subspecies is known from the Philippine islands Panay, Negros, Mindanao, Busunga, Butas Grande, Masbate, Palawan. The status of a distinct subspecies on the Philippines needs further examination, very possibly it is a synonym of the nominate subspecies.

3.2. *Lema heinzei* Medvedev 1975

Material: Locality B.

Remarks: The specimen from Leyte differs from other populations by an extremely feeble, almost indistinct transverse groove on the prothorax.

Distribution: Philippines (Luzon).

3.3. *Lema rugifrons* Jacoby 1889

Material: Locality A.

Distribution: India, Burma, Indochina, Taiwan and Ryukyu Islands, firstly recorded for the Philippine Archipelago. In Vietnam this species is feeding on rice (Medvedev 1985).

3.4. *Lema coromandeliana* (Fabricius 1798)

Material: Localities A, F.

Distribution: Throughout in the Oriental region, adults and larvae feed on *Commelina*, adults also on rice.

3.5. *Ortholema philippina* n. sp.

Holotype: Leyte, SW Abuyog, river bank, 28. II. 1991 leg. Schawaller et al., SMNS.

Diagnosis: Similar to *Ortholema elongatior* Pic 1929 from Indochina, differs by fulvous coloration and by the absence of a longitudinal groove on the median line of the prothorax.

Description: Fulvous; antennae exept bases, apices of tibiae and tarsi black; basal antennal segments more or less darkened on dorsal side.

Body narrow and elongate. Head strongly punctate and pubescent, ocular grooves deep, vertex convex, neither with frontal tubercles nor longitudinal impressed line. Antennae comparatively short, segment 2 subquadrate, segments 3 and 4 subequal, each about 1.5x as long as 2, next segments more elongate, subequal, each of them about 1.2x as long as 4. Prothorax convex, 1.2x as long as broad, almost cylindrical, feebly constricted just before base, with a shallow transverse basal groove, surface smooth in the middle with 2 rows of punctures along axe line and strong punctures on each side in the anterior half; basal groove and posterior part covered with very dense and small punctures. Elytra narrow and parallel, 2x as long as broad; all rows, including short scutellar one, quite regular; interspaces smooth, flat or slightly convex, apices with very feeble excavation. Body length 5.2 mm.

3.6. *Aetheomorpha ?semperi* Lefevre 1886

Material: Locality C.

Remarks: The single female has the elytra with the humeral spot only.

Distribution: The species was hitherto knwon from the adjacent Philippine islands of Cebu and Bohol.

3.7. *Coenobius flaviventris* Weise 1922

Material: Localities A, E.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte).

3.8. *Coenobius metallescens* Medvedev 1975

Material: Locality A.

Distribution: Philippines (Luzon, Mindanao, Panay, Leyte).

3.9. *Basilepta gemmata* Weise 1922

Material: Localities A, B, C, D, F.

Distribution: Philippines (Leyte: Tacloban).

3.10. *Pagria signata* (Motschulsky 1858)

Material: Localities A, B, D.

Distribution: Widely spread in the Oriental and eastern Palaearctic regions. Dangerous pest of cultivated Fabaceae.

3.11. *Colasposoma cumingi* Baly 1867

Material: Locality D.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte, Negros).

3.12. *Colasposoma gregarium* Lefevre 1886

Material: Localities A, B, C, D.

Distribution: Philippines (Luzon, Mindanao, Leyte, Legros).

3.13. *Colasposoma rugiceps* Lefevre 1885

Material: Locality D.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte).

3.14. *Scelodonta curculionoides* Westwood 1837

Material: Locality B.

Distribution: Philippines (Luzon, Mindanao, Leyte).

3.15. *Pagellia schawalleri* **n. sp.** (fig. 1)

Holotype (♂): Leyte, VISCA N Baybay, cultivated land, 0–100 m, 26. II. 1991 leg. SCHAWALLER et al., SMNS.

Paratypes: Together with holotype, 3 ex. SMNS, 2 ex. CLMM.

Diagnosis: Similar to *Pagellia butuanensis* Weise 1922, but smaller, dark coloured, without strigose punctures on prothorax.

Description: Black or dark pitchy; head, fore margin of prothorax and humeri usually more or less reddish brown, antennae and legs fulvous.

Body elongate ovate. Head densely shagreened, clypeus with strong punctures and almost straight fore margin; frons narrow, impunctate, vertex with a few punctures, ocular grooves narrow and deep, eyes large and convex, wider than frons. Antennae thin, segments 3–10 elongate, segment 2 a little shorter than 3, but also elongate. Prothorax as wide as head, 1.1x as wide as long; sides rounded, side margins not visible from above, fore and hind angles obtuse, surface with dense strong round punctures, not strigose. Elytra with very weak basal convexity, humerus not very prominent, elytral rows regular and consist by deep strong punctures, interspaces narrow, flat or feebly convex, with a weak humeral ridge. Propleurae smooth. Fore and mid tarsi of male with moderately widened first segment. Mid and hind femora with small acute tooth. Aedeagus concave on the ventral side, apex truncate with small central tip (fig. 1). Body length 2.6–2.7 mm.

3.16. *Trichochrysea philippinensis* (Baly 1864)

Material: Locality A.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte).

3.17. *Icogramma lineigera* Weise 1922

Material: Locality D.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte, Palawan).

3.18. *Aulexis luzonica* Lefevre 1885

Material: Locality C.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte).

3.19. *Rhyparida signifera* Weise 1922

Material: Localities A, B, C, D.

Remarks: Many specimens have a reduced dark pattern on the dorsal side, especially on the prothorax.

Distribution: Philippines (Leyte: Tacloban).

3.20. *Rhyparida katrinae* **n. sp.** (fig. 2)

Holotype (♂): Leyte, VISCA N Baybay, cultivated land, 0–100 m, 27. II. 1991 leg. SCHAWALLER et al., SMNS.

Paratypes: Together with holotype, 2 ex. SMNS; – same locality, 26. II. 1991 leg. SCHAWALLER et al., 1 ex. CLMM; – same locality, IV.–IX. 1991 leg. ENGLER, 1 ex. SMNS; – VISCA N Baybay, secondary forest, 100–200 m, 4. III. 1991 leg. SCHAWALLER et al., 1 ex. CLMM.

Diagnosis: Similar to *Rhyparida signifera*, differs by other sculpture of prothorax and elytra, by a long femoral tooth and in details of the aedeagal structure.

Description: Body fulvous; mandibles, 5 or 6 apical antennal segments, sutural and lateral margins of elytra, apices of hind femora, sometimes tarsi and partly ventral side black or dark piceous; coloration varies, especially on the lateral margin of the elytra.

Clypeus distinctly narrowed posteriorly, ocular grooves deep, surface densely shagreened, sparsely punctured on clypeus and almost indistinctly on head. Prothorax flattened, with sides broadly rounded and maximal width just behind the middle, a setiferous pore on fore angles simple; surface densely shagreened, with sparse small punctures in the middle and stronger ones on the sides. Elytra shining, with distinct rows throughout, all interspaces flat and broad. Proepisternae smooth. Fore and mid femora with small, hind femora with long tooth. Aedeagus (fig. 2) as in *signifera*, but not widened apically and with the extreme apex more truncate. Body length 3.6–4.3 mm.

3.21. *Rhyparida margrafi* **n. sp.** (fig. 3)

Holotype (♂): Leyte, Lake Danao forest edge, 500 m, 19. II. 1991 leg. SCHAWALLER et al., SMNS.

Paratypes: Together with holotype, 1 ex. CLMM.

Diagnosis: Similar to *Rhyparida signifera*, differs by pale apical segments of antennae, by very feeble elytral rows and by other form of the aedeagus.

Description: Body fulvous; mandibles, antennal segments 4–7 or 4–8, apices of tibiae, tarsi and apical part of hind femora on the inner side black.

Clypeus not narrowed posteriorly, distinctly punctured; vertex finely punctured, ocular grooves feeble. Prothorax even, with sides broadly rounded and with the maximal width in the basal third, a setiferous pore on fore angles simple; surface indistinctly shagreened, almost shining, rather finely punctured, especially in the central part. Elytra shining, with feeble rows of punctures, especially on basal convexity, in apical part and along the side margin; all interspaces flat and broad. Proepisternae smooth. Mid and hind femora with very small tooth. Aedeagus (fig. 3). Body length 4.2–4.3 mm.

3.22. *Rhyparida diversicornis* **n. sp.** (fig. 4)

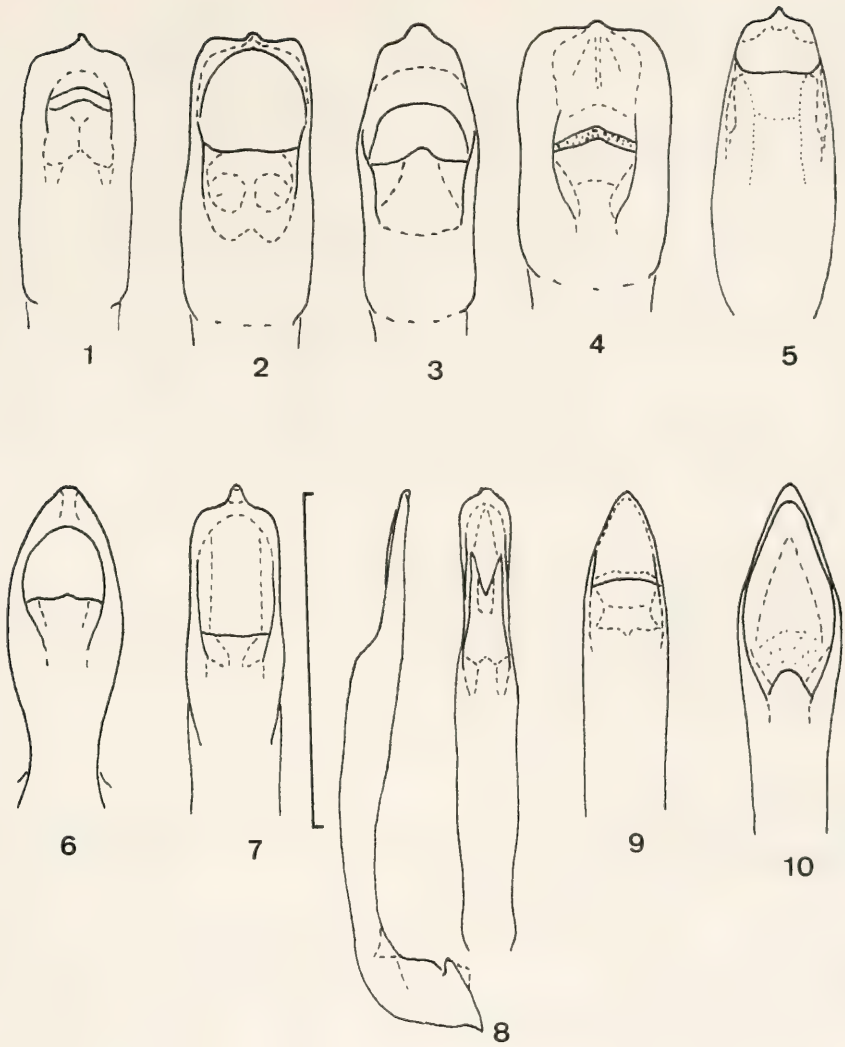
Holotype (♂): Leyte, VISCA N Baybay, primary forest, 200–500 m, 2. III. 1991 leg. SCHAWALLER et al., SMNS.

Paratypes: Together with holotype, 1 ♀ SMNS, 1 ♀ CLMM.

Diagnosis: Comparable only with *Rhyparida pallidula* Weise 1922, but differs by the black coloration, larger size and by the sexual dimorphism in antennal coloration.

Description: Black, shining; mouth parts, including fore part of clypeus and sometimes tarsi more or less fulvous, antennae pale, almost white; males with antennal segments 4–7 black.

Body rounded ovate, convex. Head shining, clypeus and vertex finely, frons more strongly punctate. Fore margin of clypeus triangularly incised. Eyes convex. Width of head with eyes 0.95x as width of fore margin of prothorax. Antennae with segments 3–10 thin, elongate and subequal, segment 3 about 1.5x as long as segment 2. Prothorax 1.65x as broad as long, with maximal width behind the middle, side margins rounded, hind angles acute, fore angles bended downwards, with cylindrical protuberance, bearing a seta. Surface distinctly punctate, punctures not large, especially in the middle. Elytra with large humeral tubercle, without basal convexity, the rows consist by separate punctures (not striate), weakened to the sides and especially to apex; interspaces flat and broad, not punctate. Propleurae smooth. Femora not toothed. Aedeagus with the ventral side deeply concave and the apex truncate (fig. 4). Length of male 4.2 mm, of female 4.5–4.7 mm.



Figs 1–10. Aedeagus. – 1. *Pagellia schawalleri* n. sp.; – 2. *Rhyparida katrinae* n. sp.; – 3. *Rhyparida margrafi* n. sp.; – 4. *Rhyparida diversicornis* n. sp.; – 5. *Rhyparida weiseana* n. sp.; – 6. *Phytorus leyteanus* n. sp.; – 7. *Phytorus fervidus*; – 8. *Mindana substriata* n. sp.; – 9. *Cassena leyteana* n. sp.; – 10. *Dercetina punctata*. – Scale: 1.0 mm.

3.23. *Rhyparida weiseana* n. sp. (fig. 5)

Holotype (♂): Leyte, VISCA N Baybay, cultivated land, 0–100 m, 1. III. 1991 leg. SCHAWALLER et al., SMNS.

Paratypes: Leyte, VISCA N Baybay, secondary forest, 100–200 m, 21. II. 1991 leg. SCHAWALLER et al., 1 ♀ CLMM; – Leyte, VISCA N Baybay, primary forest, 200–500 m, 2. III. 1991 leg. SCHAWALLER et al., 1 ♀ SMNS.

Diagnosis: Similar to *Rhyparida polychroma* Weise 1922, but larger, dorsal side entirely metallic, venter of male with longitudinal groove.

Description: Brown or dark brown; head, dorsal side and breast with strong metallic green reflection, shining; antennae, legs and venter fulvous.

Body elongate ovate, convex. Haed sparsely, but distinctly punctate, more strongly on clypeus, its fore margin almost straight. Eyes large and convex. Antennae with segments 3–10 thin, elongate and subequal, segment 2 shorter than the 3. Prothorax about 1.4x as broad as head, 2x as broad as long, with maximal width just before the middle; sides and fore angles broadly rounded, hind angles obtusely rounded, fore angles not bended downwards; surface finely and sparsely punctate. Elytra with feeble humeral tubercle, without basal convexity; rows quite regular, consist by separate, densely placed punctures (not striate), interspaces flat or feebly convex on the sides. Propleurae smooth. Fore and mid tarsi of the male with moderately widened first segment. Mid and hind femora with extremely small, but distinct tooth. Venter of male longitudinally grooved in the middle, especially on segments 2–5; segment 1 besides more or less longitudinally strigose. Aedeagus (fig. 5) with concave ventral side, apex truncate with a small tip. Length of male 3.2 mm, of female 3.2–3.4 mm.

3.24. *Rhyparida ?hebes* Weise 1922

Material: Locality C.

Remarks: I can not compare this single specimen with the type, thus the identification seems doubtful to me.

Distribution: Philippines (Luzon).

3.25. *Rhyparida* sp.

Material: Locality D.

Remarks: The single female cannot be identified, but it repesents obviously a further species of this genus from Leyte.

3.26. *Clypeolaria thoracica* Lefevre 1885

Material: Localities A, B.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte).

3.27. *Phytorus cyclopterus* Lefevre 1885

Material: A male with the label "Leyte, Philipp." (ex Staudinger) in CLMM.

Distribution: Philippines (Luzon, Mindoro, Leyte, Palawan).

3.28. *Phytorus leyteanus* **n. sp.** (fig. 6)

Holotype (♂): Leyte, VISCA N Baybay, cultivated land, 0–100 m, 27. II. 1991 leg. Schawaller et al., SMNS.

Diagnosis and description: Body reddish fulvous, antennae and legs paler. External morphology identical with those in *Phytorus fervidus* Lefevre 1885, including the structure of the prosternum. The latter species was described in having a metallic dorsal side, but fulvous or reddish specimens are also very abundant. The only difference of this new species is the form of the aedeagus (fig. 6), without acute apical protuberance, very typical for *fervidus* (fig. 7). Length 5.2 mm, width 3.5 mm.

3.29. *Cleorina catanea* Lefevre 1885

Material: Locality E.
Distribution: Philippines (Luzon, Leyte).

3.30. *Colaspoides philippinensis* Baly 1867

Material: Locality A.
Distribution: Philippines (Luzon, Leyte, Palawan).

3.31. *Platycorynus suaveolus* (Marsham 1865)

Material: Locality D.
Distribution: Philippines (Luzon, Leyte, Mindanao).

3.32. *Apophylia ?basilana* Pic 1945

Material: Locality D.
Remarks: The single female from Leyte with unspotted prothorax is quite identical with a series from Luzon, also unspotted. Another female specimen from Basilan has a spotted prothorax, as noted in the original description, but all the other characters are identical.
Distribution: Philippines (Basilan, Mindanao, ?Luzon, ?Leyte).

3.33. *Pyrrhalta mindorana* (Weise 1913)

Material: Localities B, C, E.
Distribution: Philippines (Mindoro, Leyte).

3.34. *Oides vexilla* Duvivier 1884

Material: Locality B.
Distribution: Philippines (Luzon, Leyte).

3.35. *Aulacophora femoralis* (Motschulsky 1857)

Material: Locality D.
Distribution: Widespread in eastern Asia.

3.36. *Aulacophora flavicornis* Chapuis 1876

Material: Locality A.
Distribution: Philippines (Mindoro, Leyte).

3.37. *Aulacophora marginalis* Chapuis 1876

Material: Localities A, C.
Distribution: Philippines (Luzon, Leyte, Bohol, Romblon, Palawan), Micronesia.

3.38. *Aulacophora quadrinotata* Chapuis 1876

Material: Locality B.

Remarks: A single specimen of that series has a single elongate blue spot behind the middle of the elytra.

Distribution: Philippines (Bohol, Leyte).

3.39. *Aulacophora rosea* (Fabricius 1801)

Material: Localities, A. B.

Distribution: Philippines (Luzon, Mindanao, Leyte, Mindoro), India, Indochina, Indonesia.

3.40. *Pseudocophora ambusta* (Erichson 1834)

Material: Locality C.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte), Sulawesi (= Celebes).

3.41. *Mimastra leyteana* **n. sp.** (fig. 11)

Holotype (♀): Leyte, VISCA N Baybay, secondary forest, 100–200 m, 4. III. 1991 leg. SCHAWALLER et al., SMNS.

Paratypes: Leyte, VISCA N Baybay, secondary forest, 100–200 m, 20.–21. II. 1991 leg. SCHAWALLER et al., 2 ex. SMNS; – Leyte, VISCA N Baybay, cultivated land, 0–100 m, 27. II. 1991 leg. SCHAWALLER et al., 1 ex. SMNS; – Leyte, VISCA N Baybay, primary forest, 200–500 m, 22. II. 1991 leg. SCHAWALLER et al., 3 ex. SMNS, 1 ex. CLMM.

Diagnosis: Similar to *Mimastra elegans* Allard 1889, but elytra without dark stripe; antennae longer, with other proportions of the antennal segments; the coloration is identical with that of *Mimastra brevicollis* Allard 1889, but differs by elongate head, other form of the prothorax and proportions of the antennal segments (figs 11–13).

Description: Fulvous; antennae, apices of femora, tibiae and tarsi dark brown to black. Head elongate, smooth and shining, vertex long, narrowed to behind, with a longitudinal central groove. Antennae longer than body, with segment 1 as long as 2 and 3, segment 4 distinctly longer than 1 and 5 (fig. 11). Prothorax short, about 2.2x as broad as long, distinctly narrowed to base, with straight lateral margins; surface shining, impunctate, feebly transversely impressed. Elytra 2x as long as broad, distinctly punctate. Legs, including tarsi, very thin. Body length 7.3–7.7 mm.

3.42. *Calomicrus* sp.

Material: Localities A, C.

Remarks: Both records are represented by single females which probably belong to different species. They are both unicoloured fulvous. The genus is firstly recorded for the Philippines.

3.43. *Medythia suturalis* (Motschulsky 1858)

Material: Locality A.

Distribution: Widespread in the Oriental region and in eastern Asia.

3.44. *Liroetiella englerae* **n. sp.** (fig. 14)

Holotype (♀): Leyte, VISCA N Baybay, cultivated land and forest, 0–300 m, IV.–IX. 1991 leg. ENGLER, SMNS.

Paratypes: Together with holotype, 1 ♀ SMNS, 1 ♀ CLMM.

Diagnosis: The genus was described from Indochina and contains a few species, from which the new Philippine species differs by the coloration of the dorsal side.

Description: Fulvous to reddish fulvous; antennae, tibiae and tarsi usually darkened; lateral margins of elytra, including apex and hind part of suture more or less narrowly darkened.

Body moderately elongate, widened posteriorly. Head impunctate, frontal tubercles triangular, with acute fore angles, delimited behind with transverse impression; clypeus triangular, flat. Antennae longer than half of the body, segment 3 almost 2x as long as 2, segment 4 longer than 3, thin and long, about 6x as long as wide, next segments subequal to the 4th (fig. 14). Prothorax 1.3x as wide as long, with fine and very sparse punctures and 2 rounded grooves. Elytra slightly widened posteriorly, subtruncate at apex, distinctly not covering 2 last abdominal tergites. First segment of hind tarsus as long as next segments together, the spur as long as the width of tibia. Body length 5.5–6.0 mm.

3.45. *Liroetiella* sp. 1

Material: Locality C.

3.46. *Liroetiella* sp. 2

Material: Locality C.

3.47. *Liroetiella* sp. 3

Material: Locality A.

Remarks: The last 3 records represent single females each, which are considered different species. The 4 species from Leyte differ as follows:

1 Antennae fulvous. Body fulvous with darkened tibiae and tarsi, widened to behind. Length 5.4 mm. . . . . ***Liroetiella* sp. 1**
– Antennae more or lesss darkened. **2**
2 Dorsal side reddish fulvous with red prothorax. Antennae completely black, legs and metasternum pitchy, lateral and apical margin of elytra infuscate. Length 4.5 mm . . . . . ***Liroetiella* sp. 2**
– 2–3 basal segments of antennae and usually the bases of the following segments fulvous **3**
3 Body widened posteriorly. Elytra with darkened margins behind the middle, tibiae and tarsi usually black. Length 5.5–6.0 mm . . . . . ***Liroetiella englerae* n. sp.**
– Body cylindrical. Elytra not darkened at sides legs fulvous with slightly infuscate last tarsal segments. Length 5.5 mm . . . . . ***Liroetiella* sp. 3.**

3.48. *Monolepta hieroglyphica* (Motschulsky 1858)

Material: Locality A.

Distribution: Widespread in eastern Asia.

3.49. *Monolepta bifasciata* (Hornstedt 1788)

Material: Locality A.

Distribution: Philippines (Luzon, Mindanao, Leyte), India, Indochina, Indonesia.

3.50. *Monolepta nigripes* (Olivier 1808)

Material: Locality B.

Distribution: Widespread in tropical Asia.

3.51. *Monolepta* sp. 1

Material: Locality A.

3.52. *Monolepta* sp. 2

Material: Locality A.

3.53. *Monolepta* sp. 3

Material: Locality B.

3.54. *Monolepta* sp. 4

Material: Localities D, E.

Remarks: The above listed 4 species of *Monolepta* cannot be identified with security without revising this species-rich genus.

3.55. *Aplosonyx speciosus* (Baly 1879)

Material: Locality E.

Distribution: Philippines (Mindanao, Mindoro, Sibuyan, Leyte), Sulawesi (= Celebes).

3.56. *Aplosonyx fulvicornis* (Weise 1913)

Material: Locality E.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte).

3.57. *Aplosonyx banksi* (Weise 1913)

Material: Locality E.

Distribution: Philippines.

3.58. *Mindana substriata* **n. sp.** (fig. 8)

Holotype (♂): Leyte, SW Abuyog, forest, 100–300 m, 8. III. 1991 leg. SCHAWALLER et al., SMNS.

Paratypes: Together with holotype, 2 ♀♀ SMNS, 1 ♀ CLMM.

Diagnosis: Differs from all congeners in having a few sublateral rows of punctures on the elytra.

Description: Head and prothorax red; antennae, labrum, elytra, metathorax and legs black, usually with a feeble metallic tint, venter and sometimes sutural region of elytra fulvous.

Body narrow, cylindrical. Head impunctate, shining. Frontal tubercles delimited behind with a deep groove. Interantennal ridge acute, clypeus triangular, convex. Antennal segment 3 3x (♂) or 2x (♀) as long as 2, segments 3–11 subequal, narrow, each of them about 4x as long as wide. Prothorax 1.2x as broad as long, with almost straight lateral margins; surface smooth, transversely impressed in the middle. Elytra shining, with very feeble basal convexity, almost impunctate on the inner part, finely punctate near side margin, with 2 confused sublateral rows of distinct punctures, starting just behind humerus. The male with a longitudinal ridge in the middle of the first abdominal segment, but without widened tarsal segments. Fore coxal cavities open (as well as in other congeners, however in the original description of the genus they were mentioned as closed). Aedeagus (fig. 8). Length of male 5.0 mm, of female 5.2–5.3 mm.

Mindella n. gen.

Type species: *Mindella luzonica* **n. sp.** by present designation.

Diagnosis: Body elongate. Frontal tubecles transverse, with acute fore angles, delimited behind with a deep transverse groove. Interantennal space narrow, with a longitudinal ridge. Clypeus triangular, convex. Antennae about 3/4 of the body length. Prothorax convex, without any depressions, with margined basal border, feebly transverse. Elytra with well developed humeral tubercle and feeble basal convexity, with confused rows of strong punctures. Fore coxal cavities open. Tibiae without spurs. First segment of hind tarsus shorter than following segments combined.

Remarks: The new genus is similar to *Mindana* Allard 1889, but differs by the ungrooved prothorax and the subseriate punctation of the elytra.

3.59. *Mindella luzonica* n. sp. (fig. 15)

Holotype (♀): Luzon, Los Baños, CLMM.
Paratype: Together with holotype, 1 ♀ CLMM.

Description: Head and prothorax dark red, elytra metallic blue; antennae, legs and ventral side pitchy black, first antennal segment and fore femora more or less reddish.

Head impunctate. Antennal segment 3 a little longer than segment 2, segment 4 about 1.8x as long as segment 3 (fig. 15). Prothorax 1.7x as wide as long, shining, with deep sparse punctures, more dense at the sides. Elytra with deep punctures in confused rows; interspaces narrow, flat and shining. Body length 4.0–4.8 mm.

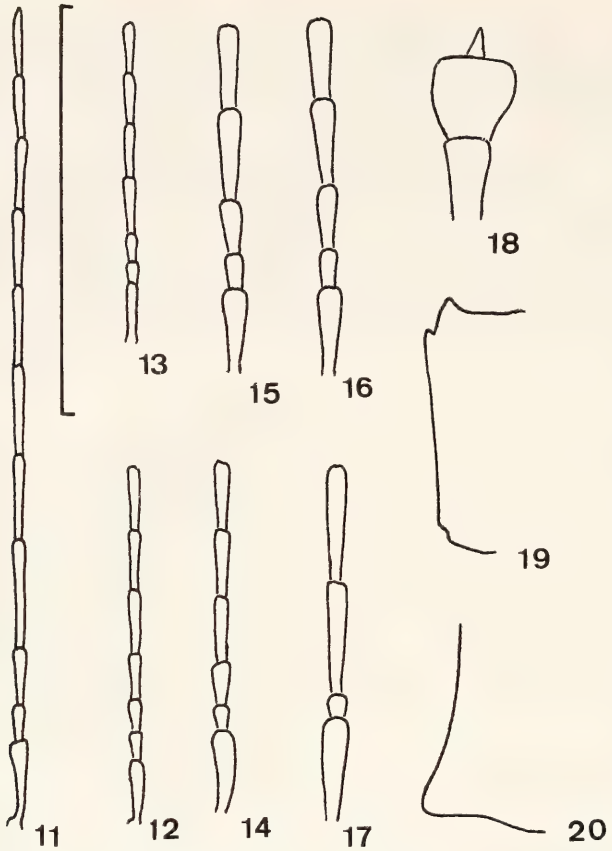
3.60. *Mindella leyteana* n. sp. (fig. 16)

Holotype (♀): Leyte, VISCA N Baybay, primary forest, 200–500 m, 2. III. 1991 leg. Schawaller et al., SMNS.

Diagnosis: Differs from the preceding species by other proportions of the antennal segments, more sparsely punctate prothorax and fulvous abdomen.

Description: Head, prothorax and fore femora red, elytra metallic blue; antennae, legs and breast pitchy black, abdomen fulvous, labrum darkened.

Head impunctate. Antennal segment 3 1.6x as long as 2, segment 4 1.4x as long as 3 (fig. 16). Prothorax 1.4x as wide as long, shining, with a few large punctures, mostly in the middle. Elytra with deep punctures in confused rows; interspaces narrow, flat. Body length 4.8 mm.



Figs 11–20. Antenna (11–17), maxillar palpus (18), prothorax (19), posterolateral angle of elytra (20). – 11. *Mimastra leyteana* n. sp.; – 12. *Mimastra elegans*; – 13. *Mimastra brevicollis*; – 14. *Liroetiella englerae* n. sp.; – 15. *Mindella* n. gen. *luzonica* n. sp.; – 16. *Mindella leyteana* n. sp.; – 17–18. *Philastra* n. gen. *carinata* n. sp.; – 19–20. *Prionispa fulva* n. sp. – Scale: 5.0 mm (11–17), 2.0 mm (19–20).

Philastra **n. gen.** (figs 17–18)

Type-species: *Philastra carinata* **n. sp.** by present designation.

Diagnosis: Body elongate, moderately broad, flattened from above. Frontal tubercles triangular with acute fore angles, delimited behind by an impression. Interantennal space narrow. Clypeus triangular. Third segment of maxillar palpi widened apically, last segment very small, conical (fig. 18). Antennae about 2/3 of body length, segment 2 very short, other segments elongate (fig. 17). Prothorax strongly transverse, with unmargined anterior and margined basal border; sides most straight, fore angle acute, hind angles obtuse; surface with large transverse impression. Elytra pubescent, confusedly punctate, divided into a horizontal and a vertical part by a sharp subhumeral ridge, disappearing in the apical third. Epipleurae extremely narrow, slightly widened only at the base. Fore coxal cavities open. Middle and hind tibiae with a short thin spur. Segment 1 of hind tarsus as long as following segments combined. Claws toothed.

Remarks: Close to *Trichosepharia* Laboissiere 1936, differs mainly in having a unmargined anterior border of the transversely grooved prothorax, humeral ridge of elytra and reduced epipleura.

3.61. *Philastra carinata* **n. sp.**

Holotype (♀): Leyte, VISCA N Baybay, primary forest, 200–500 m, 22. II. 1991 leg. SCHAWALLER et al., SMNS.

Paratypes: Together with holotype, 1 ♀ CLMM; – Leyte, VISCA N Baybay, cultivated land and forest, 0–300 m, IV.–IX. 1991 leg. ENGLER, 1 ♀ SMNS.

Description: Pale flavous; antennae exept basal and apical segments, tibiae and tarsi darkened.

Head impunctate. Antennae with proportions of segments as 11-2-10-8-7-8-9-10-10-10-11. Prothorax 2x as broad as long, impunctate, microscopically strigose. Elytra with a very feeble basal convexity, distinctly punctate, with interspaces more or less rugose or at least convex; pubescence short; vertical part of elytra longitudinally concave. Body length 5.5–5.7 mm.

3.62. *Cassena leyteana* **n. sp.** (fig. 9)

Holotype (♂): Leyte, VISCA N Baybay, cultivated land and forest, 0–300 m, IV.–IX. 1991 leg. ENGLER, SMNS.

Paratype: Leyte, VISCA N Baybay, primary forest, 200–500 m, 22. II. 1991 leg. SCHAWALLER et al., 1 ♂ CLMM.

Diagnosis: Similar to *Cassena indica* Jacoby 1889 and *punctatissima* Jacoby 1894, but the first has an aedeagus with a tridentate apex and 3 ridges on the ventral side; the second has a simple, but very narrow aedeagus and a distinctly punctate prothorax.

Description: Body red; elytra violaceous blue, antennae except first segment, tibiae (at least in apical part) and tarsi black.

Head impunctate. Antennal segment 3 almost 2x as long as 2, segments 3–10 subequal. Prothorax 1.6–1.7x as broad as long, with side margins rounded and reflexed, fore angles acute; surface strongly convex, extremely finely, almost indistinctly punctate, with basal grooves short (about 1/7 of prothoracic length). Elytra 1.3–1.4x as long as wide, closely punctate except extreme apex. First tarsal segment of the male moderately widened. Aedeagus (fig. 9) comperatively broad, with simple triangular apex and smooth ventral side, without any sculpture. Body length 5.0–6.2 mm.

3.63. *Strobiderus laevicollis* Allard 1889

Material: Localities A, D.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte).

3.64. *Diaphanidea cavifrons* (Duvivier 1885)

Cynorta semilimbata Jacoby 1894 **n. syn.**

Material: Locality A.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte, Samar).

3.65. *Coeligetes robustus* (Allard 1889)

Material: Locality C.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte), Borneo.

3.66. *Dercetina punctata* (Allard 1889) (fig. 10)

Antipha quadriplagiata Allard 1889 **n. syn.**
Antipha marginella Allard 1889 **n. syn.**
Antipha tibialis Allard 1889 **n. syn.**
Antipha terminata Allard 1889 **n. syn.**

Material: Localities A, B, C, D, E, F.

Remarks: This species is very variable in coloration. Usually the body is fulvous or reddish fulvous with a paler prothorax. The elytrae might be: a) fulvous, b) with black humeral spot or basal band and 1–2 spots or transverse band in the middle, c) lateral margins or all around black, d) entirely black, usually with more or less reddish apex. The prothorax and legs sometimes darkened, the antennae always fulvous. Aedeagus (fig. 10).

Distribution: Widespread on the Philippine Archipelago.

3.67. *Dercetina* sp.

Material: Localities B, C.

Remarks: The 2 collected specimens are females and differ from the preceding species by completely black antennae. The specimens are fulvous with black elytra, metathorax and legs, except hind femora. They might represent a different species, but without examining the structure of the aedeagus this cannot be confirmed.

3.68. *Psylliodes splendida* Harold 1877

Material: Localities, A, E.

Distribution: Philippines (Luzon, Mindanao, Palawan, Leyte).

3.69. *Psylliodes balyi* Jacoby 1884

Material: Locality E.

Distribution: Widespread in eastern and southern Asia, including Indonesia and the Philippines.

3.70. *Nonarthra sumatrense* Harold 1876

Material: Localities A, C.

Distribution: Philippines (Luzon, Mindanao, Panaon, Leyte, Palawan), Sumatra.

3.71. *Chaetocnema nigrica* Motschulsky 1858

Material: Locality D.

Distribution: Widespread in tropical Asia, a pest of rice.

3.72. *Clavicornaltica philippinensis* Scherer 1979

Material: Localities, C, E, F.
Distribution: Philippines (Luzon, Leyte).

3.73. *Clavicornaltica trautneri* Medvedev 1993

Material: Locality E (holotype SMNS).
Distribution: Philippines (described from Leyte).

3.74. *Sphaeroderma negrosanum* Weise 1913

Material: Localities B, C.
Distribution: Philippines (Luzon, Negros, Palawan, Leyte).

3.75. *Eucyclomera philippina* Medvedev 1993

Material: Locality A (holotype SMNS).
Distribution: Philippines (described from Leyte).

3.76. *Chabria pallida* Medvedev 1993

Material: Locality B; Tacloban, coll. Schultze, SMTD (type series, partly SMNS).
Distribution: Philippines (described from Leyte).

3.77. *Chabria nigripennis* Medvedev 1993

Material: Tacloban (holotype CLMM).
Distribution: Philippines (Leyte), Molucca Islands.

3.78. *Luperomorpha serricornis* (Duvivier 1885)

Material: Locality D.
Distribution: Philippines (Luzon, Negros, Samar, Basilan).

3.79. *Trachyaphthona leyteana* Medvedev 1993

Material: Locality C (holotype SMNS).
Distribution: Philippines (described from Leyte).

3.80. *Sebaethe badia* (Erichson 1834)

Material: Localities, B, C, E.
Distribution: Widespread on the Philippine Islands.

3.81. *Sebaethe* sp.

Material: Locality B.
Remarks: With poorly sclerotized aedeagus most of the congeners cannot be identified. A key for the Philippine species of *Sebaethe* is given by Medvedev 1993.
Distribution: Philippines (Luzon, Panaon, Mindanao).

3.82. *Erystus martensi* Medvedev 1993

Material: Localities A, E (type series SMNS).
Distribution: Philippines (described from Leyte).

3.83. *Erystus moroorum* (Weise 1922)

Material: Tacloban, coll. SCHULTZE, SMTD.
Distribution: Philippines (Mindanao, Samar, Leyte, Palawan).

3.84. *Acrocrypta cumingi* (Baly 1876)

Material: Locality B.
Distribution: Philippines (Mindanao, Samar, Leyte).

3.85. *Acrocrypta gracilicornis* Medvedev 1993

Material: Localities A, B, C.
Distribution: Philippines (Panaon, Samar, Leyte).

3.86. *Lipromorpha schawalleri* Medvedev 1993

Material: Localities A, B (type series SMNS).
Distribution: Philippines (described from Leyte).

3.87. *Philaphthona schawalleri* Medvedev 1993

Material: Locality D (holotype SMNS).
Distribution: Philippines (described from Leyte).

3.88. *Altica cyanea* (Weber 1801)

Material: Localities A, B, G.
Distribution: Throughout all the Oriental region, feeding on *Polygonum*.

3.89. *Tonfania apicalis* Chen 1936

Material: Locality A.
Distribution: Philippines (Luzon, Mindanao, Leyte).

3.90. *Manobia incerta* Chen 1934

Material: Locality E.
Distribution: Philippines (Luzon, Mindanao, Leyte).

3.91. *Callispa flavescens* Weise 1911

Material: Locality A.
Distribution: Philippines (Luzon, Mindoro, Leyte, Cebu, Basilan, Mindanao), Sumatra.

3.92. *Callispa cumingi* Baly 1858

Material: Locality D.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte, Palawan).

3.93. *Promecotheca cumingi* Baly 1858

Material: Locality D.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte, Samar, Mindanao, Palawan), Indonesia, Malacca.

3.94. *Gonophora femorata* Weise 1913

Material: Locality A.

Distribution: Philippines (Luzon, Negros, Leyte, Samar, Mindanao, Masbate).

3.95. *Oncocephala bicristata* Chapuis 1876

Material: Localities A, B.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte).

3.96. *Prionispa fulva* **n. sp.** (figs 19–20)

Holotype: Leyte, VISCA N Baybay, primary forest, 200–500 m, 27. II. 1991 leg. SCHAWALLER et al., SMNS.

Paratypes: Leyte, VISCA N Baybay, cultivated land, 0–100 m, 20. II.–2. III. 1991 leg. SCHAWALLER et al., 5 ex. SMNS; – Leyte, VISCA N Baybay, secondary forest, 100–200 m, 20. II.–2. III. 1991 leg. SCHAWALLER et al., 1 ex. SMNS, 2 ex. CLMM.

Diagnosis: Differs from all Philippine species by the absence of a metallic coloration; it is very similar to *Prionispa subopaca* Chapuis 1875, which has, however, black elytra.

Description: Fulvous; antennal segments 1–2 red, following segments black. Elytra indistinctly darkened at the hind angles and at the extreme apex near suture.

Head with acute ridge between antennae, frons strongly punctate. Antennae with segment 3 the longest, about 1.5x as long as 2. Prothorax subquadrate, slightly narrowed to fore margin, fore angles bidentate (fig. 19); surface coarsely punctate. Elytra widened to apex, with straight side margins and moderately acute posterolateral angles (fig. 20); surface with rather regular rows of strong punctures and 4 low ridges, the first ridge with a low triangular elevation behind base, the second ridge with a high triangular tooth in the middle, the third row with a feeble elevation before apical slope. Body length 5.6–5.9 mm.

3.97. *Dactylispa vittula* Chapuis 1876

Material: Localities, A, F.

Distribution: Philippines (Luzon, Leyte, Cebu).

3.98. *Dactylispa angusta* Gestro 1917

Material: Localities F. G.

Distribution: Philippines (Luzon, Mindanao, Basilan, Leyte).

3.99. *Dactylispa trigemina* Uhmann 1933

Material: Locality C.
Distribution: Philippines (Mindanao, Leyte, Bucas).

3.100. *Dactylispa miranda* Gestro 1917

Material: Localities A, D.
Distribution: Philippines (Luzon, Mindanao, Negros, Samar, Leyte, Bucas).

3.101. *Basiprionota immaculata* (Wagener 1881)

Material: Locality A.
Distribution: Philippines (Luzon, Leyte).

3.102. *Aspidomorpha miliaris* (Fabricius 1775)

Material: Locality A.
Distribution: Widespread in the Oriental region, feeding on *Ipomoea*.

3.103. *Laccoptera tredecimguttata* Wagener 1877

Material: Localities A, B, C, D.
Distribution: Philippines (Luzon, Leyte).

3.104. *Aspidomorpha deusta* (Fabricius 1775)

Sindia schawalleri Medvedev 1993 **n. syn.**
Material: Locality A (type series SMNS).
Remarks: The species has been erroneously described as a new species of *Sindia* together with the larvae and pupae, feeding on *Ipomoea* (Medvedev & Zaitzev 1993). This synonymy was also recognized by Dr. L. Borowiec (in litt.).
Distribution: Australia; introduced to the Philippines, New Guinea and Java.

3.105. *Cassida circumdata* Herbst 1790

Material: Localities A, B, D.
Distribution: Widespread in the Oriental region, feeding on *Ipomoea*.

3.106. *Cassida bakeri* Spaeth 1925

Material: Locality A.
Distribution: Philippines (Mindanao, Leyte).

4. Faunal composition and zoogeography

Since the total number of Chrysomelid species from Leyte is close to 100, the values below are given absolute rather than as percentage. Out of the 105 species currently known from Leyte, the bulk are referable to 3 subfamilies: Galerucinae (35), Eumolpinae and Alticinae (23 each). The proportion of Hispinae is also rather high (10), whereas the other 4 subfamilies harbour between 1 and 6 species.

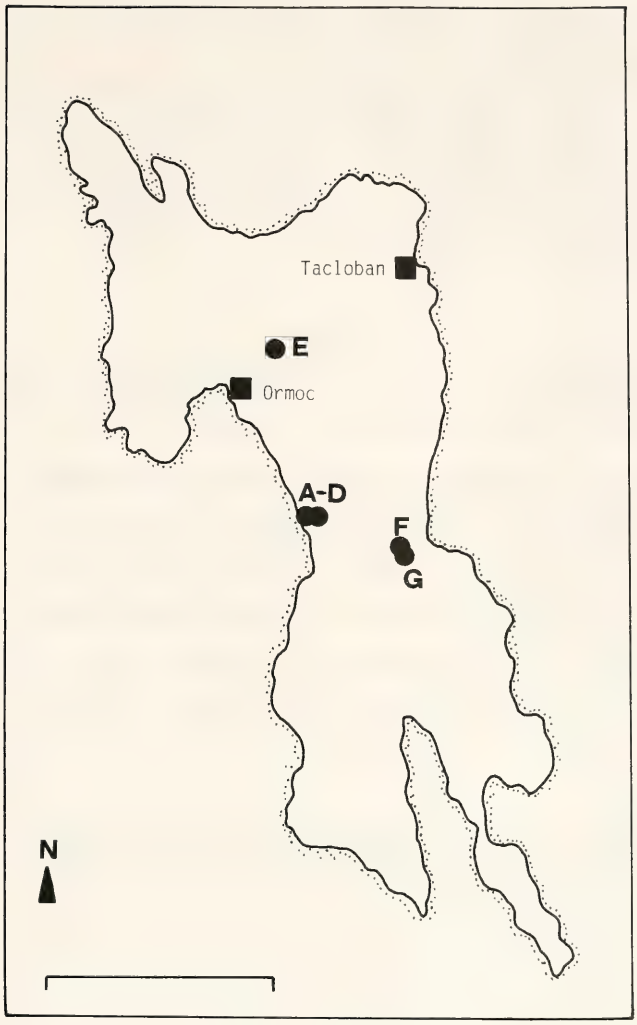


Fig. 21. Map of Leyte with the collecting localities, for A–G see chapter 2. – Scale 50 km.

Such a faunal composition is quite characteristic for Oriental Chrysomelidae. However, the Philippines are distinguished by their high-level endemism. Out of 105 Leyte species, only 22 occur beyond the archipelago, of which 7 are confined also to the nearest islands of Indonesia. Further 15 species are widespread and common on the continental southeastern Asia, being represented mainly by agricultural pests: rice (*Lema, Chaetocnema*), legumes (*Pagria, Medithya, Monolepta*), batatas (*Cassida, Aspidomorpha*), Cruciferae (*Psylliodes*), Cucurbitaceae (*Aulacophora*) as well as weeds (*Altica*). Some of them may be introduced in recent years.

The proportion of Philippine endemics amounts to 83 species, some of which are highly local in distribution. As many as 34 chrysomelid species are endemic to Leyte, although this number might prove to be overrated along with further progress in our knowledge. Further 5 species occur also on the immediately adjacent islands, 14 are

widespread throughout the archipelago, being encountered also on the 2 largest islands, Luzon and Mindanao.

Interestingly, in addition to the widespread taxa, Leyte supports only 3 species in common with the nearest Mindanao and as many as 26 species shared with the much more remote Luzon. In part, this seems to be explicable in terms of a much better knowledge of the fauna of Luzon. However, its great influence on the faunas of the medium-sized islands lying south of it and representing a southerly extension of Luzon mountain ranges is also beyond doubt.

5. References

MEDVEDEV, L. N. (1975): Notes on Chrysomelidae of Philippine Islands. – Reichenbachia, **15**: 245–257; Dresden.

– (1985): Fauna of Criocerinae of Vietnam. – Insects of Vietnam, 65–78; Moscow (Nauka).

– (1993): Alticinae of the Philippine Islands (Coleoptera, Chrysomelidae). – Russ. ent. J., **2** (3–4): 41–58, **2** (5–6): 11–32; Moscow.

MEDVEDEV, L. N. & ZAITZEV, Y. M. (1993): Key to the genera of Oriental cassidine beetle larvae feeding on *Ipomoea* with description of a new species of *Sindia*. – Bonn. zool. Beitr., **44**: 241–246; Bonn.

SCHERER, G. (1979): *Clavicornaltica* recorded also from the Philippine Islands. – Revue suisse Zool., **86**: 713–714; Genève.

SCHULTZE, W. (1916): A catalogue of Philippine Coleoptera. – Philipp. J. Sci., **11**: 82–99; Manila.

WEISE, J. (1922): Chrysomeliden der Philippinen, III. – Philipp. J. Sci., **21**: 423–490; Manila.

Author's address:

Dr. LEV N. MEDVEDEV, Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Leninsky Prospect 33, 117071 Moscow, Russia.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

H
5932
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 527	27 S.	Stuttgart, 31. 7. 1995

Iranische Clausiliidae: Die Arten in Gilan und Mazandaran (mit Beschreibung neuer Taxa) (Gastropoda: Stylommatophora)*)

Iranian Clausiliidae: The Species in Gilan and Mazandaran (with the Description of new Taxa) (Gastropoda: Stylommatophora)

Von Hartmut Nordsieck, Villingen-Schwenningen

Mit 3 Tafeln und 5 Abbildungen

Summary

Faunistic and systematic data on Iranian clausiliid-species from Gīlān and Māzandarān are presented. The available informations on the localities in which most of the material was collected are reported (chapters 4. and 5.). Species not yet revised are diagnosed, and their ranges, as far as known, are specified (6.). The following taxa are described as new: *Euxina achrafensis* **n. sp.**, *E. forcarti* **n. sp.**, *E. gastron* **n. sp.**, *Likharevia gilanensis* **n. sp.**, *Euxina talyschana astarana* **n. subsp.**, and *Likharevia gilanensis costulata* **n. subsp**. The zoogeographical position of Hyrcania, the distribution and the ecology of the species, and the phylogeny of the Hyrcanian *Euxina* species are discussed (7.).

Zusammenfassung

Es werden faunistische und systematische Angaben über iranische Clausilien-Arten von Gīlān und Māzandarān vorgelegt und die verfügbaren Informationen zu den Fundorten, an denen das meiste Material gesammelt wurde, gegeben (Kapitel 4. und 5.). Die bislang noch nicht revidierten Arten werden diagnostiziert und ihre bisher festgestellten Verbreitungsgebiete angegeben (6.). Die folgenden neuen Taxa werden beschrieben: *Euxina achrafensis* **n. sp.**, *E. forcarti* **n. sp.**, *E. gastron* **n. sp.**, *Likharevia gilanensis* **n. sp.**, *Euxina talyschana astarana* **n. subsp.** und *Likharevia gilanensis costulata* **n. subsp.** Die zoogeographische Stellung von Hyrkanien, die Verbreitung und Ökologie der Arten und die Phylogenese der hyrkanischen *Euxina*-Arten werden diskutiert (7.).

*) Results of the Iran Expedition of 1978 of J. Martens, No. 19. – For No. 18 see: Senckenbergiana biol., 72: 373–433, 1992. – J. M. sponsored by Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Methoden und Material 2
3. Untersuchungsgebiet und Erforschungsgeschichte 3
4. Fundorte und Material von DE MORGAN 4
5. Fundorte und Material von MARTENS und PIEPER 6
6. Arten 7
6.1. *Serrulina sieversi* 8
6.2. *Serrulina senghanensis* 8
6.3. *Pravispira semilamellata* 8
6.4. *Laeviphaedusa hyrcanica* 9
6.5. *Microphaedusa morgani* 9
6.6. *Caspiophaedusa perlucens* 9
Große *Euxina*-Arten 10
6.7. *Euxina gastron* **n. sp.** 11
6.8. *Euxina mazanderanica* 11
6.9. *Euxina forcarti* **n. sp.** 12
Kleine *Euxina*-Arten 13
6.10. *Euxina talyschana* 13
6.11. *Euxina lessonae* 14
6.12. *Euxina achrafensis* **n. sp.** 15
6.13. *Mucronaria duboisi* 16
6.14. *Likharevia gilanensis* **n. sp.** 16
7. Diskussion 18
7.1. Zoogeographische Stellung von Hyrkanien 18
7.2. Verbreitung der Arten 19
7.3. Ökologie der Arten 20
7.4. Phylogenese der hyrkanischen *Euxina*-Arten 21
8. Literatur 23

1. Einleitung

Die vorliegende Arbeit gehört zusammen mit der Serie von Arbeiten über türkische Clausiliidae (NORDSIECK 1993, 1994) zu den Publikationen, die zur Kenntnis der vorderasiatischen Vertreter dieser Familie beitragen sollen. Anlaß für die Arbeit war die Untersuchung des vom französischen Forschungsreisenden und Archäologen DE MORGAN gesammelten Clausilien-Materials, von der Teilergebnisse bereits in einer früheren Arbeit (NORDSIECK 1978) veröffentlicht wurden.

2. Methoden und Material

Zur Methodik der gehäusemorphologischen Untersuchung des Materials wird auf die beiden bisher erschienenen Arbeiten der Serie über türkische Clausilien (NORDSIECK 1993, 1994) verwiesen. Zu den Gehäuseuntersuchungen kamen solche des Genitalapparats hinzu, soweit Tiermaterial zur Verfügung stand. Da sie noch nicht abgeschlossen sind, bleiben ihre Ergebnisse einer späteren Veröffentlichung überlassen. Den größten Teil des untersuchten Materials stellen die Clausilien-Proben aus den Aufsammlungen von DE MORGAN dar, die dieser im Rahmen der „Mission scientifique en Perse", später „Délégation scientifique en Perse" von 1889 an gesammelt hatte (siehe GERMAIN 1918) und die im Muséum National d'Histoire naturelle Paris aufbewahrt werden. Die übrigen Proben stammen hauptsächlich aus den Aufsammlungen von ERNI und BUXTORF (gesammelt 1930/31, deponiert im Naturhistorischen Museum Basel), STARMÜHLNER (gesammelt bei der Österreichischen Iran-Expedition 1949/50, deponiert im Naturhistorischen Museum Wien) und MARTENS und PIEPER (gesam-

melt bei der „Iran Expedition 1978 of J. MARTENS", aufbewahrt in Sammlung PIEPER). Da die meisten Aufsammlungen schon vor längerer Zeit gemacht wurden, gibt es Probleme bei der Lokalisierung der Fundorte und der Schreibweise der zugehörigen Ortsbezeichnungen. Als Karten standen die World-Länderkarte 1 : 2 000 000 Naher Osten, Iran vom RV-Verlag 1993/94 und die Karte World (Asia) 1 : 1 000 000 Blatt NJ-39 (Rasht) vom D. Survey War Office and Air Ministry 1961 zur Verfügung. Auf diesen Karten kann nur die Lage der größeren Orte, Flüsse oder Berge festgestellt werden. Genauere Angaben zu den Fundorten von DE MORGAN, deren Lokalisierung trotz der von ihm in seiner Kartei gegebenen Zusatzinformationen nicht leicht war, werden in Kapitel 4. gemacht. Zusätzliche Informationen zu den Fundorten von MARTENS und PIEPER sind in Kapitel 5. zu finden. Zur Beschreibung und Lokalisierung der Fundorte von ERNI und BUXTORF wird auf FORCART (1935: 405–409) verwiesen. Aus den genannten Gründen werden für keinen der Fundorte UTM-Koordinaten angegeben. Da von jedem Sammler für die Ortsnamen eine andere Transliteration verwendet wurde, gibt es auch bei deren Schreibweise Probleme. DE MORGAN verwendete eine französische Transliteration, die deutschsprachigen Sammler, deren Material im Baseler beziehungsweise Wiener Museum aufbewahrt wird, verschiedene deutsche, MARTENS und PIEPER eine englische. Deswegen werden die Ortsnamen in den Materialangaben in der Transliteration des Sammlers geschrieben. Dagegen wird für die auf den genannten Karten zu findenden geographischen Bezeichnungen eine der modernen Transliterationen (gemäß den Empfehlungen der International Organization for Standardization = ISO) verwendet. Bei den bereits in der Transliteration des Sammlers angeführten Ortsnamen werden sie in Klammern hinzugefügt. Die Ortsnamen von MARTENS und PIEPER mußten nur geringfügig verändert werden, um auf die gleiche Weise geschrieben werden zu können.

Das Material ist in den folgenden Sammlungen deponiert:
MNP = Muséum National d'Histoire naturelle Paris;
MNPM = Collection DE MORGAN im Muséum National d'Histoire naturelle Paris;
N = Sammlung H. NORDSIECK, Villingen-Schwenningen;
NMB = Naturhistorisches Museum Basel;
NMWE = Sammlung AE. EDLAUER im Naturhistorischen Museum Wien;
NMWK = Sammlung W. KLEMM im Naturhistorischen Museum Wien;
PIE = Sammlung H. PIEPER, Kiel;
SMF = Senckenberg-Museum Frankfurt a.M.

Den für die genannten Museumssammlungen verantwortlichen Kustoden und den Herren Prof. Dr. J. MARTENS (Mainz) und Dr. H. PIEPER (Kiel) sei für ihre Unterstützung gedankt. Herrn H.-J. NIEDERHÖFER (Stuttgart) danke ich wieder für seine Hilfe bei der Erstellung der Tafeln und der Karte.

3. Untersuchungsgebiet und Erforschungsgeschichte

Das Untersuchungsgebiet ist ein Teil des nördlichen Iran und umfaßt die Provinzen Gīlān und Māzandarān sowie die unmittelbar angrenzenden Teile der Provinz Āẕarbāyjān-e Sharqī (= E-Aserbaidschan). Dieses Gebiet, das den größeren Teil der als Hyrkanien bezeichneten biogeographischen Einheit darstellt, ist der Teil des Iran, in dem Clausilien mehr oder weniger durchgängig verbreitet sind (siehe 7.).

Die Erforschung der Clausilienfauna des Untersuchungsgebiets begann mit der Beschreibung von *Euxina lessonae* durch ISSEL (1865); diese war von der „Missione Italiana in Persia" 1862/63 in Gīlān gesammelt worden. Im folgenden wurden auch im Untersuchungsgebiet vorkommende oder mit vorkommenden nahe verwandte Clausilien-Arten von benachbarten russischen Gebieten, vor allem vom Talyš-Gebiet in Russisch-Aserbaidschan, beschrieben: *Serrulina sieversi* (L. Pfeiffer 1871), *Caspiophaedusa perlucens* (O. Boettger 1877) und *Likharevia gustavi* (O. Boettger 1880) (siehe BOETTGER 1886). Die umfangreichste Aufsammlung von Clausilien, die jemals im Untersuchungsgebiet durchgeführt wurde, ist die von DE MORGAN auf mehreren Forschungsreisen am Ende des vorigen und zu Beginn dieses Jahrhunderts. Die Bearbeitung durch GERMAIN (1933, 1936) blieb im Ansatz stecken; er beschrieb (1933) zwei der von DE MORGAN auf seinen Etiketten neu benannten Arten (*Laeviphaedusa hyrcanica* und *Serrulina senghanensis*) und veröffentlichte (1936) Aufzeichnungen dieses Forschers zur Ver-

breitung, Ökologie und Variabilität eines Teils der gesammelten Arten. BIGGS (1931) beschrieb die 1927 von ihm in Gīlān gesammelte *Euxina lessonae* nochmal als *reshtensis*. Die von ERNI und BUXTORF 1931 in Māzandarān gesammelten Clausilien (*Serrulina sieversi, Euxina achrafensis* n. sp. und *Euxina forcarti* n. sp.) wurden von FORCART (1935) bearbeitet. Dieser war auch der erste, der Untersuchungen des Genitalapparats von zwei dieser Arten durchführte. STARMÜHLNER & EDLAUER (1957) veröffentlichten die Fundorte der von der Österreichischen Iran-Expedition 1949 in Māzandarān gesammelten Arten (*Serrulina sieversi, Euxina mazanderanica* H. Nordsieck 1994 und *E. lessonae*). Die bis dahin beschriebenen Arten aus dem zur Sowjetunion gehörenden Talyš-Gebiet und dem Untersuchungsgebiet wurden von LIKHAREV (1962) revidiert, wobei auch Radula und Genitalapparat von mehreren Arten untersucht wurden. Eine Art, die von ZNOJKO 1932 im Talyš-Gebirge gesammelt worden war, wurde von ihm neu beschrieben (*Euxina talyschana*). SZEKERES (1970) stellte für eine Art aus den Aufsammlungen von DE MORGAN (*Laeviphaedusa hyrcanica*) eine neue Gattung auf. Das Material von DE MORGAN wurde von mir 1977/78 und noch einmal 1991 bearbeitet. Die Ergebnisse der Untersuchung der zu den Serrulininae gehörenden Arten wurden nach der ersten Bearbeitung veröffentlicht (NORDSIECK 1978, mit Neubeschreibung von *Microphaedusa morgani* und *Caspiophaedusa perlucens gilanensis*). Die Ergebnisse der zweiten Bearbeitung und der der übrigen in Kapitel 2. genannten Aufsammlungen sind Gegenstand der vorliegenden Veröffentlichung. Ausgenommen davon ist das von MARTENS und PIEPER gesammelte Tiermaterial, dessen Untersuchung noch andauert.

4. Fundorte und Material von DE MORGAN

Der größere Teil der im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Clausilien-Proben wurde von DE MORGAN gesammelt (siehe 2.). Es handelt sich um insgesamt 86 Proben von 27 Fundorten; davon liegen 19 in Gīlān, 7 in Māzandarān und einer in E-Aserbaidschan. Da die Fundorte nicht immer genau lokalisiert werden können, werden sie größeren Fundgebieten zugeordnet (siehe Abb. 1). Die Transliteration der Fundortsnamen von DE MORGAN wird beibehalten, während die Namen der Fundgebiete in der in dieser Arbeit verwendeten modernen Transliteration geschrieben werden (siehe 2.). Zu den Fundorten werden in Klammern Zusatzinformationen gegeben, die der im Pariser Museum aufbewahrten Fundorte-Kartei von DE MORGAN entnommen wurden.

Provinz Gīlān

Tal des Āstārā Chāy

- Kachpi [Dorf am rechten Ufer des Āstārā Chāy am Fuß des Gebirges, Hügel mit dichten Wäldern, vulkanisches Gestein, 0 m über NN]: *Serrulina sieversi, Euxina talyschana astarana* n. subsp.;
- Khodja-Daoud-Köprü [Brücke über den Āstārā Chāy in engem und dicht bewaldetem Tal, vulkanisches Gestein, 200 m über NN]: *Serrulina sieversi, Pravispira semilamellata, Euxina talyschana astarana* n. subsp.;
- Quelle des Astara-tchaï [= Āstārā Chāy]: *Serrulina sieversi, Pravispira semilamellata.*

Tal des Kargān Rūd und benachbartes Tālesh-Gebirge

- Kerghan-roud [= Kargān Rūd, dicht bewaldetes Tal in bergiger Umgebung, Sedimentgestein, gesammelte Art von 1000 m über NN bis zum Meer]: *Serrulina sieversi*;
- Agha-Evlar [Lokalität am oberen Kargān Rūd, Waldstufe, Kalk, 1010 m über NN]: *Caspiophaedusa perlucens gilanensis, Euxina gastron* n. sp.;
- Gendj-Khâné [Lokalität an der Grenze von Wald und Hochweiden, dichte Wälder in den Tälern, Plateau oberhalb der Waldstufe mit Kalksteinen, darüber Kalkfelsen, 2380 m über NN]: *Serrulina sieversi, Caspiophaedusa perlucens gilanensis, Euxina gastron* n. sp., *E. talyschana talyschana, Likharevia gilanensis costulata* n. subsp.

  Anmerkung: Der Fundort Gendj-Khâné, von dem DE MORGAN leider nur „localité du haut Ghilan“ angibt, ist nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit im Tālesh-Gebirge nahe dem Tal des Kargān Rūd zu lokalisieren. Beweise dafür sind die Übereinstimmungen mit

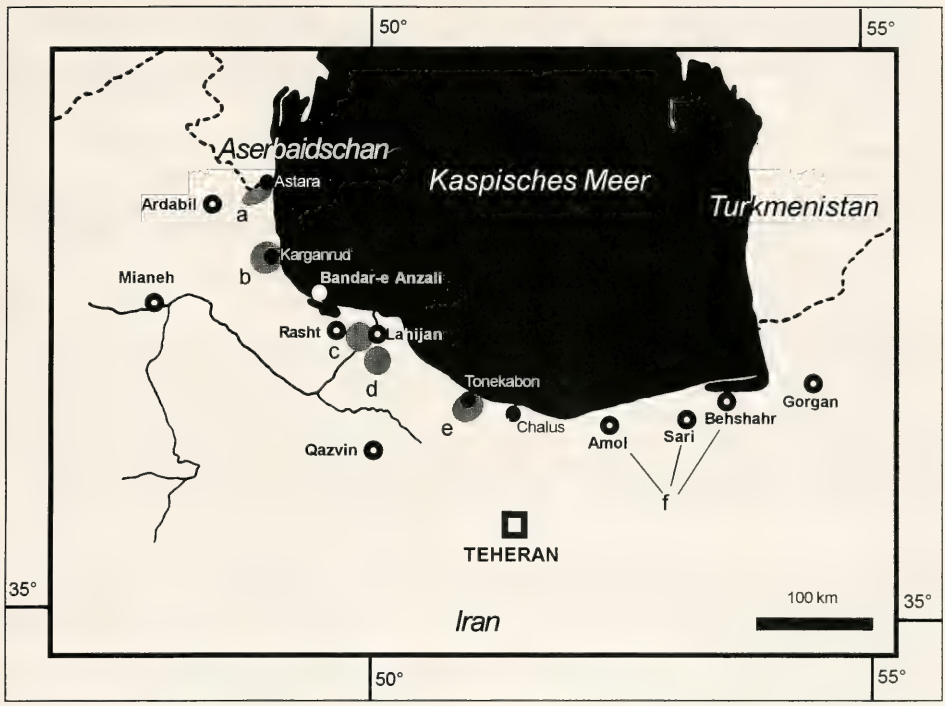


Abb. 1. Untersuchungsgebiet und Fundgebiete der von DE MORGAN gesammelten Clausilien-Proben. – *a* = Tal des Āstārā Chāy, – *b* = Tal des Kargān Rūd und benachbartes Tālesh-Gebirge, – *c* = Küstenebene zwischen Rasht und Lāhījān und Tal des Sefīd Rūd, – *d* = Tal des Shīm Rūd zwischen Lāhījān und Deilamān und benachbartes Dalfak-Gebirge, – *e* = Küstenebene und Tal des Sāghza Rūd bei Tonekābon, – *f* = Küstenebene des mittleren Māzandarān (Āmol, Sārī, Behshahr).

der Lokalität Qater-tchaï, einem „vallon du haut Ghilan", das nach Angabe von DE MORGAN nördlich der Quelle des Kargān Rūd in vergleichbarer Meereshöhe liegt, und die Zusammensetzung der Clausilienfauna, besonders das Vorkommen von *Euxina talyschana* und der Form von *E. gastron* n. sp., die auch in Agha-Evlar und Souah vorkommt. Eine Lokalisierung im Gebiet von Deilamān, wie sie RIEDEL (1966: 45, 66) vornimmt, ist sicher falsch.

Küstenebene zwischen Rasht und Lāhījān und Tal des Sefīd Rūd

- Ali-nô-Deh [Dorf zwischen Rasht und der Mündung des Sefīd Rūd]: *Euxina lessonae;*
- Imam (Zada) Hachim [Dorf am linken Ufer des Sefīd Rūd, seinerzeit erste Poststation an der Straße Rasht - Teheran]: *Serrulina sieversi, Euxina lessonae*;
- Balout-Bar = Boulout-bar [Dorf zwischen dem Sefīd Rūd und Lāhījān]: *Euxina lessonae.*

Tal des Shīm Rūd zwischen Lāhījān und Deilamān und benachbartes Dalfak-Gebirge

- Siah Señghân [Dorf am Eintritt des Shīm Rūd in die Ebene, 50 m über NN]: *Serrulina sieversi, S. senghanensis*;
- Rakhtar-Khâné [Lokalität im Tal des Shīm Rūd, 90 m über NN]: *Serrulina sieversi, Euxina lessonae*;
- Titi [Lokalität im Tal des Shīm Rūd, 280 m über NN]: *Serrulina sieversi, S. senghanensis, Laeviphaedusa hyrcanica, Euxina lessonae*;

- Serd-âb-é-Bâlá [Lokalität im Tal des Shīm Rūd, 900 m über NN]: *Serrulina sieversi, S. senghanensis, Laeviphaedusa hyrcanica, Euxina gastron* n. sp., *E. lessonae;*
- Haouzi [Lokalität im Gebiet von Deilamān, Waldstufe, 1340 m über NN]: *Serrulina sieversi, Laeviphaedusa hyrcanica, Caspiophaedusa perlucens gilanensis, Euxina gastron* n. sp., *E. lessonae;*
- Tchalmeh roud [Nebental des Shīm Rūd, Gebiet von Deilamān, 1600 m über NN]: *Serrulina sieversi, Euxina gastron* n. sp., *Likharevia gilanensis gilanensis* n. subsp.;
- Señg-é-Serèk [Lokalität im Gebiet von Deilamān nahe der Quelle des Shīm Rūd, 1820 m über NN]: *Serrulina sieversi, Laeviphaedusa hyrcanica, Caspiophaedusa perlucens gilanensis, Euxina gastron* n. sp., *E. lessonae*;
- Hézar Sona [Lokalität im Gebiet von Deilamān am Fuß des Dalfak kūh, 1840 m über NN]: *Serrulina sieversi, Laeviphaedusa hyrcanica, Caspiophaedusa perlucens gilanensis, Euxina gastron* n. sp., *Likharevia gilanensis gilanensis* >< *g. costulata*;
- Siah Khâni [Lokalität im Gebiet von Deilamān am Fuß des Dalfak kūh, 1980 m über NN]: *Serrulina sieversi, Laeviphaedusa hyrcanica, Euxina gastron* n. sp., *E. lessonae, Likharevia gilanensis gilanensis* n. subsp.;
- Chah Nichin [Lokalität im Gebiet von Deilamān im Dalfak kūh, 2100 m über NN]: *Serrulina sieversi, Laeviphaedusa hyrcanica, Microphaedusa morgani, Caspiophaedusa perlucens gilanensis, Euxina gastron* n. sp., *E. lessonae, Likharevia gilanensis costulata* n. subsp.

Provinz Māzandarān

Küstenebene und Tal des Sāghza Rūd bei Tonekābon

- Mian Deh Roud [Tal des Flusses, der die Grenze zwischen Gīlān und Māzandarān bildet]: *Euxina lessonae*;
- Zalm [Lokalität im Tal des Sāghza Rūd, 560 m über NN]: *Serrulina sieversi, Laeviphaedusa hyrcanica, Euxina mazanderanica, E. lessonae, Mucronaria duboisi*;
- Laté-Khonion [Dorf im Tal des Sāghza Rūd, 840 m über NN]: *Serrulina sieversi, Laeviphaedusa hyrcanica, Euxina mazanderanica, E. lessonae, Mucronaria duboisi*;
- Nichta [= Nashtārūd?, Lokalität in dicht bewaldeter Küstenebene im Gebiet von Tonekābon, Schwemmland]: *Serrulina sieversi, Laeviphaedusa hyrcanica, Euxina mazanderanica, E. achrafensis* n. sp.

Küstenebene des mittleren Māzandarān

- Amol [= Āmol, Stadt am Heraz Rūd, in sumpfiger Ebene mit dichten Wäldern und Reisfeldern, Schwemmland]: *Serrulina sieversi, Euxina achrafensis* n. sp.;
- Sari [= Sārī, Stadt am Tejan Rūd, in sumpfiger Ebene mit Wäldern und Reisfeldern, Schwemmland]: *Caspiophaedusa perlucens perlucens, Euxina forcarti* n. sp., *E. achrafensis* n. sp.;
- Achraf [= Behshahr, Stadt am Fuß von bewaldeten Hügeln aus Sedimentgestein am Rande einer Schwemmlandebene]: *Caspiophaedusa perlucens perlucens, Euxina achrafensis* n. sp.

Provinz Āẕarbāyjān-e Sharqī

Umgebung von Ardabīl

- Souah [= Sūlā?, Dorf im Hochland unterhalb der Wasserscheide des Gebirges, Hügel teilweise bewaldet, Täler fruchtbar, 1500 m über NN]: *Euxina gastron* n. sp., *E. talyschana talyschana.*

5. Fundorte und Material von Martens und Pieper

Ein Teil der für diese Arbeit untersuchten Clausilien-Proben stammt aus den Aufsammlungen von Martens und Pieper, die sie auf ihrer Iran-Expedition gemacht haben (siehe 2.). Es sind 24 Proben, die an 9 Fundorten in Māzandarān gesammelt wurden. Sie stellen eine willkommene Ergänzung des Materials von de Morgan dar, der in Māzandarān wenig gesammelt hat (siehe 4.). Die den Fundorten in Klammern beigefügten Angaben sind den Aufzeich-

nungen von J. MARTENS entnommen, die mir dieser zur Auswertung überlassen hat. Zur Lage der Fundorte wird auf die Karte in GITTENBERGER & PIEPER (1984: Abb. 9) verwiesen. Die Schreibweise der Fundortsnamen wurde an die in dieser Arbeit verwendete Transliteration angepaßt (siehe 2.).

Provinz Māzandarān

Einzugsgebiet des Chālūs Rūd

– Dasht Nazīr [degradierter Laubwald oberhalb des Dorfes, weitgehend von Steigungsregen abgeschirmt, 1360 m über NN]: *Euxina lessonae, Mucronaria duboisi.*

Einzugsgebiet des Galand Rūd

– Nūr-Park bei Nūr (Sūldeh) [artenreicher hochstämmiger Laubwald, unter anderem mit *Quercus*, wenig pflanzliche Reste, Bodenbedeckung schwach, 0 m über NN]: *Serrulina sieversi, Euxina forcarti* n. sp., *E. achrafensis* n. sp.;
– S Ālamdeh, 400 m [Laubwald nahe Straße bei Wasserfall, zum Teil degradiert, im Bereich der Steigungsregen, 400 m über NN]: *Euxina achrafensis* n. sp.;
– S Ālamdeh, 1000 m [feuchter *Fagus orientalis* – Wald nahe Straße, mit dicker Fallaubschicht, im Bereich der Steigungsregen, 1000 m über NN]: *Serrulina sieversi, Euxina forcarti* n. sp., *E. achrafensis* n. sp.;
– S Ālamdeh, 1450 m [hochstämmiger *Fagus orientalis* – Wald nahe Straße am N-Hang des Gebirges, noch im Bereich der Steigungsregen, 1450 m über NN]: *Serrulina sieversi, Laeviphaedusa hyrcanica, Euxina forcarti* n. sp., *E. achrafensis* n. sp., *Mucronaria duboisi.*

Einzugsgebiet des Heraz Rūd

– Klard 20 km S Āmol [dichter und üppiger, aber sekundärer Laubwald mit *Acer, Quercus, Ulmus, Alnus, Fagus* und baumförmig wachsendem *Crataegus*, auf Kalk, 500 m über NN]: *Serrulina sieversi, Caspiophaedusa perlucens perlucens*;
– 25 km S Āmol [kleines schluchtartig enges Seitental des Heraz Rūd, schattig-kühl, Bestände einer großblättrigen *Alnus*-Art, Staudenfluren, Kalkfelswände, 560 m über NN]: *Euxina achrafensis* n. sp.

Einzugsgebiet des Tālār Rūd

– 12 km NW Zīrāb [kleines Seitental des Tālār Rūd nahe der Straße, feuchter und üppiger *Fagus orientalis* – Wald mit reichem Unterwuchs: *Buxus, Rubus* – Hecken, Stauden, Farne, Moosbehang, 300 m über NN]: *Euxina achrafensis* n. sp.;
– 11 km E Ālāsht [etwas degradierter *Fagus orientalis* – Wald nahe der Straße mit *Quercus, Acer, Tilia* und anderen Baumarten, schattig-feucht, dicke Fallaubschicht, bemooste Felsbrocken und Blockhalden, Kalk, 1400 m über NN]: *Serrulina sieversi, Laeviphaedusa hyrcanica, Caspiophaedusa perlucens perlucens, Euxina forcarti* n. sp., *E. achrafensis* n. sp., *Mucronaria duboisi.*

6. Arten

Im folgenden werden die Arten aus dem Untersuchungsgebiet und das von diesen untersuchte Gehäusematerial zusammengestellt. Die Arten und Unterarten von *Euxina* und *Likharevia*, darunter mehrere neue, werden beschrieben, und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen werden diskutiert. Zur Charakterisierung der Gattungen und der übrigen Arten und Unterarten wird auf frühere Arbeiten (NORDSIECK 1975, 1978, 1994) verwiesen. Genauere Angaben zu den Fundorten von DE MORGAN sind in Kapitel 4., zu denen von MARTENS und PIEPER in Kapitel 5. zu finden.

6.1. *Serrulina* (*Serrulina*) *sieversi* (L. Pfeiffer 1871)

Serrulina (*Serrulina*) *sieversi*, – FORCART (1935: 427, Abb. 5).
Serrulina sieversi, – GERMAIN (1936: 311, Fig. 22–23).
Serrulina sieversi, – STARMÜHLNER & EDLAUER (1957: 468).
Serrulina (*Serrulina*) *sieversi sieversi*, – LIKHAREV (1962: 116, Abb. 32, 37, 44–47).
Serrulina sieversi, – NORDSIECK (1978: 93, Taf. 6, Fig. 1).

Material: Prov. Gīlān: Kachpi (MNPM 31, N 8440, 9835); – Khodja-Daoud-Köprü (MNPM 53); – Quelle des Astara-tchaï (MNPM 56); – Kerghan roud (MNPM 23); – Gendj-Khâné (MNPM 59, N 8645); – Imam Zada Hachim (MNPM 1430); – Siah Señghân (MNPM 1338); – Rakhtar-Khâné (MNPM 1151); – Titi (MNPM 1157); – Serd-âb-é-Bâlá ((MNPM 1184); – Haouzi (MNPM 1239, N 9836); – Tchalmeh roud (MNPM 1324); – Señg-é-Serèk (MNPM 1200); – Hézar Sona (MNPM 1312); – Siah Khâni (MNPM 1251); – Chah Nichin (MNPM 1306); – Lahidschan (= Lāhījān) (NMWE 50806); – Prov. Māzandarān: Zalm (MNPM 1092); – Laté-Khonion (MNPM 1075, N 9837); – Nichta (MNPM 22); – Amol (MNPM 25, N 8646); – Tschalus (= Chālūs) (NMWE 51156, 56040); – Nūr-Park bei Nūr (PIE); – S Ālamdeh, 1000 m (PIE); – S Ālamdeh, 1450 m (PIE, N 10175); – Klard 20 km S Āmol (PIE); – 11 km E Ālāsht (PIE); – Meschhediser (= Bābolsar) (Babul- (= Bābol-) genist) (NMB 3970a); – Miyankela S Charchun, Tālār-Tal (NMB 3970b); – E Salem-Beiram, Tedschen- (=Tejan-) Tal (NMB 3970c).

Bemerkungen: DE MORGAN führt in seiner Kartei diese Art noch von Tchéhar-Dooul aus dem Gebiet von Khalchāl, Prov. E-Aserbaidschan, auf. Die Bestimmung der zugehörigen Probe (MNPM 217) konnte jedoch nicht nachgeprüft werden, weil sie im untersuchten Material nicht enthalten war.

6.2. *Serrulina* (*Serrulinella*) *senghanensis* Germain 1933

Serrulina senghanensis „de Morgan mss." Germain 1933: 391.
Serrulina senghanensis, – GERMAIN (1936: 315, Fig. 24–25).
Serrulina (*Serrulina*?) *senghanensis*, – LIKHAREV (1962: 121).
Serrulina senghanensis, – NORDSIECK (1978: 94, Taf. 6, Fig. 3).
Serrulina (*Serrulinella*) *senghanensis*, – NORDSIECK (1984: 213).

Material: Prov. Gīlān: Siah Señghân (Lectotypus MNP, Paratypen MNPM 1337); – Titi (MNPM 1166, N 9838); – Serd-âb-é-Bâlá (MNPM 1185, N 8647).

Bemerkung: Das von mir als Holotypus abgebildete Exemplar (NORDSIECK 1978: Taf. 6, Fig. 3) ist ein Lectotypus, da GERMAIN (1933) keine Angaben zum Typus gemacht hat.

6.3. *Pravispira semilamellata* (Mousson 1863) (Abb. 2)

Serrulina (*Pravispira*) *semilamellata*, – LIKHAREV (1962: 122, Abb. 32, 51).
Pravispira semilamellata, – NORDSIECK (1978: 95, Taf. 6, Fig. 6).

Material: Prov. Gīlān: Khodja-Daoud-Köprü (MNPM 53); – Quelle des Astara-tchaï (MNPM 55).

Bemerkungen: Bisher wurde angenommen, daß *P. semilamellata* das Talyš-Gebiet des ehemaligen Sowjet-Aserbaidschan und das Untersuchungsgebiet nicht erreicht (siehe LIKHAREV 1962: Abb. 32, NORDSIECK 1978: 95). Da sie von DE MORGAN im Āstārā-Tal gefunden wurde, ist davon auszugehen, daß sie auch im Talyš-Gebirge Aserbaidschans vorkommt. Bei den Exemplaren aus dem Āstārā-Tal liegt das Lunellar etwa lateral, mittlere und unterste Gaumenfalte sind ausgebildet, die Anteperistom-Falte ist nur angedeutet oder fehlt.

Abb. 2. *Pravispira semilamellata* (Mousson 1863); Quelle des Astara tchaï, J. DE MORGAN (MNPM 55). – Maßstab: Gehäuse 3:1, Nacken 5:1. – Photo: R. HARLING (SMNS).

6.4. *Laeviphaedusa hyrcanica* (Germain 1933) (Abb. 3)

Phaedusa (*Caspiophaedusa*) *hyrcanica* „de Morgan mss." Germain 1933: 390.
Phaedusa (*Caspiophaedusa*) *hyrcanica*, – GERMAIN (1936: 310, Fig. 21).
„*Phaedusa*" *hyrcanica*, – LIKHAREV (1962: 129, Abb. 59).
Protophaedusa hyrcanica, – SZEKERES (1970: 267, Abb. 1).
Laeviphaedusa hyrcanica, – NORDSIECK (1978: 96, Taf. 6, Fig. 8).

Material: Prov. Gīlān: Titi (MNPM 1154); – Serd-âb-é-Bâlá (Lectotypus MNP, Paratypen MNPM 1183, N 9839); – Haouzi (MNPM 1236, 1239, N 9840); – Señg-é-Serèk (MNPM 1198); – Hézar Sona (MNPM 1314); – Siah Khâni (MNPM 1252); – Chah Nichin (MNPM 1288); – Prov. Māzandarān: Zalm (MNPM 1090, N 8649); – Laté-Khonion (MNPM 1074); – Nichta (MNPM 21); – S Ālamdeh, 1450 m (PIE, N 10180); – 11 km E Ālāsht (PIE).

Bemerkungen: Da GERMAIN (1933) keine Angaben zum Typus gemacht hat, wurde ein Lectotypus aus einer der Proben, die an den von GERMAIN genannten Fundorten gesammelt wurden, gewählt (siehe Material, Abb. 3). Das von mir früher abgebildete Exemplar (NORDSIECK 1978: Taf. 6, Fig. 8) und die von ZILCH (1978: 280) genannten Stücke sind keine Paratypen, sondern nur Originalexemplare.

6.5. *Microphaedusa morgani* H. Nordsieck 1978

Microphaedusa morgani H. Nordsieck 1978: 96, Taf. 6, Fig. 9.

Material: Prov. Gīlān: Chah Nichin (Holotypus MNP, Paratypen MNPM 1289, N 8432).

6.6. *Caspiophaedusa perlucens* (O. Boettger 1877)

Phaedusa (*Caspiophaedusa*) *perlucens*, – GERMAIN (1936: 308, Fig. 20).
Caspiophaedusa perlucens, – LIKHAREV (1962: 126, Abb. 55–58).
Caspiophaedusa perlucens, – NORDSIECK (1978: 97, Taf. 6, Fig. 10).

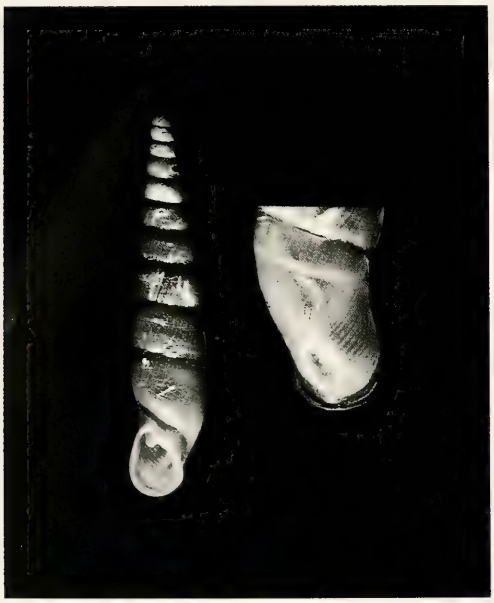


Abb. 3. *Laeviphaedusa hyrcanica* (Germain 1933); Serd-âb-é-Bâlá (900 m über NN), J. DE MORGAN (Lectotypus MNP). – Maßstab: Gehäuse 3:1, Nacken 5:1. – Photo: R. HARLING (SMNS).

Bemerkung: Die Untersuchung des Genitalapparats der Art hatte das vorläufige Ergebnis, daß *Caspiophaedusa* nicht zu den Phaedusinae (NORDSIECK 1978), sondern ebenfalls zu den Serrulininae gehört.

C. perlucens perlucens (O. Boettger)

Material: Prov. Māzandarān: Sari (MNPM ?); – Achraf (MNPM 19); – Klard 20 km S Āmol (PIE); – 11 km Ālāsht (PIE, N 10177).

C. perlucens gilanensis H. Nordsieck 1978

Caspiophaedusa perlucens gilanensis H. Nordsieck 1978: 98, Taf. 6, Fig. 11.

Material: Prov. Gīlān: Agha-Evlar (MNPM ?); – Gendj-Khâné (Holotypus MNP, Paratypen MNPM 54, N 8433); – Haouzi (MNPM 1236); – Señg-é-Serèk (MNPM 1207, N 9841); – Hézar Sona (MNPM 1315); – Chah Nichin (MNPM 1294, 1299); – Gīlān (N 8648, aus MNPM ohne Fundort).

Große *Euxina*-Arten

Die Gruppe der großen *Euxina*-Formen des Untersuchungsgebiets wurde bisher als eine Art *Euxina persica* aufgefaßt und von mir vor kurzem als *E. mazanderanica* neu beschrieben (NORDSIECK 1994: 27). Sie umfaßt drei vikariierende Formen, deren Verbreitungsgebiete sich im Untersuchungsgebiet von W nach E aneinanderreihen: *E. gastron* n. sp., *E. mazanderanica* und *E. forcarti* n. sp. Da sie sich besonders im Bau des Clausiliars unterscheiden (Abb. 5) und Übergänge nicht bekannt sind, werden sie als verschiedene Arten angesehen. Diese Beurteilung wird durch die Untersuchungen des Genitalapparats bestätigt.

6.7. *Euxina gastron* n. sp. (Taf. 1, Fig. 1)

Euxina (*Euxina*) *persica persica*, – LIKHAREV (1962: 170) [part., non O. Boettger].

Typusmaterial: Holotypus: MNP, H = 21.1 mm, D = 5.7 mm, D/H = 0.270, Prov. Gīlān, Tal des Shīm Rūd zwischen Lāhījān und Deilamān, Tchalmeh roud (1600 m über NN), J. DE MORGAN. – Paratypen: MNPM 1323, gleiche Daten wie Holotypus. – Maße: Typusprobe (mit Holotypus n = 5): H: 19.0–22.7 mm, D: 5.8–6.1 mm, R_2: 21–30, $\bar{x}$ = 25.4.

Weiteres Material: Prov. Gīlān: Serd-âb-é-Bâlá (MNPM 1176); – Haouzi (MNPM 1241); – Señg-é-Serèk (MNPM 1235); – Hézar Sona (MNPM 1313); – Siah Khâni (MNPM 1250); – Chah Nichin (MNPM 1286); – Chem Rou (= Shīm Rūd, N 8638, 9846, aus Mischprobe MNPM); – Agha-Evlar (MNPM ?); – Gendj-Khâné (MNPM 47, N 9845); – Prov. Āzarbāyjān-e Sharqī: Souah (MNPM ?); – Maße: Señg-é-Serèk (n = 8): H: 19.8–23.2 mm, D: 5.9–6.4 mm, R_2: 20–26, $\bar{x}$ = 24.0; – Siah Khâni (n = 8): H: 18.8–20.5 mm, D: 5.3–6.0 mm, R_2: 20–29, $\bar{x}$ = 25.4; – Gendj-Khâné (n = 6): H: 18.4–19.7 mm, D: 5.4–5.6 mm, R_2: 28–33, $\bar{x}$ = 30.0; – Souah (n = 6): H: 17.1–19.6 mm, D: 5.5–5.9 mm, R_2: 22–31, $\bar{x}$ = 27.7.

Etymologie: Benannt nach dem bauchigen Gehäuse der Art.

Diagnose: Gehäusespitze sehr dick; obere Windungen verhältnismäßig eng gerippt; Nackenauftreibung ± deutlich ausgebildet; obere Gaumenfalte zum Teil von Lunella getrennt, Basalis meist fehlend; Clausiliumplatte nur schwach gebuchtet.

Beschreibung des Gehäuses: Spitze sehr dick, konisch; obere Windungen (abgesehen von Protoconch) eng, untere noch enger gerippt und ± gestrichelt, Rippung am Nacken wieder weniger eng; Basalkiel kräftig, Nackenauftreibung ± deutlich ausgebildet; Oberlamelle Spiralis nicht erreichend bis überragend; Unterlamelle ± hoch bogig, vorn erniedrigt und auf Spindelkante mit deutlicher bis fehlender Erhebung endend; Subcolumellaris bei senkrechtem Einblick in Mündung meist nicht sichtbar; Lunellar fast dorsal, Principalis bis dorsolateral oder fast lateral ziehend; obere Gaumenfalte zum Teil von Lunella getrennt, diese schwielig, Subclaustralis – Sulcalis ± kräftig ausgebildet, Basalis zum Teil als deren Verlängerung angedeutet; Clausiliumplatte bei schrägem Einblick in Mündung halb bis fast voll sichtbar, Außenrand außen und unten nur schwach gebuchtet.

Genitalapparat: Siehe LIKHAREV (1962: 171). Der Genitalapparat von Exemplaren, die von HEINRICH in Gīlān gesammelt worden waren, wurde von LIKHAREV nur (unzureichend) beschrieben, aber nicht abgebildet.

Bemerkungen: Zu *E. gastron* n. sp. dürfte auch die von ZNOJKO gesammelte Form von Torady im Talyš-Gebirge im ehemaligen Sowjet-Aserbaidschan gehören (siehe LIKHAREV 1962: 171). Die Art ist demnach vom Talyš-Gebirge Aserbaidschans bis E-Gīlān verbreitet und kommt auch jenseits des Gebirgskamms im iranischen E-Aserbaidschan vor. Die Form von Gendj-Khâné und Souah hat eine besonders dicke Spitze und ist enger gerippt als die aus E-Gīlān.

6.8. *Euxina mazanderanica* H. Nordsieck 1994 (Taf. 1, Fig. 2)

Lacinaria (*Eusina*) *persica* (sic!), – STARMÜHLNER & EDLAUER (1957: 468) [non O. Boettger].
Euxina (*Illunellaria*) *mazanderanica* H. Nordsieck 1994: 27, Abb. 7.

Typusmaterial: Siehe NORDSIECK (1994: 27). Maße: Laté-Khonion (n = 16): H: 18.0–20.8 mm, D: 5.2–5.9 mm, R_2: 21–29, $\bar{x}$ = 24.7.

Weiteres Material: Prov. Māzandarān: Zalm (MNPM ?); – Nichta (MNPM 30); – Chorramabad (= Khorramābād) (NMWE 51183); – Tschalus (= Chālus) (NMWE 51155); – zwischen Tschalus und Babolsar (= Bābolsar) (NMWE 51056); – Noschahr (= Nowshahr) (NMWE 58258); – E Nowshahr (NMWK 68531); – zwischen Doab und Chālūs (N 10032); –

Māzandarān (SMF 73551); – Maße: E Nowshahr (n = 3): H: 20.7–21.5 mm, D: 5.6–5.8 mm, R_2: 22–23, $\bar{x}$ = 22.3.

Diagnose: Gehäusespitze weniger dick; obere Windungen verhältnismäßig weit gerippt; Nackenauftreibung schwach ausgebildet; obere Gaumenfalte mit Lunella verbunden, zum Teil Basalis als Sporn der Lunella ausgebildet; Clausiliumplatte kaum gebuchtet.

Beschreibung des Gehäuses: Spitze dick, etwas ausgezogen; obere Windungen (abgesehen von Protoconch) verhältnismäßig weit, untere zunehmend eng gerippt und ± gestrichelt, Rippung am Nacken weniger eng; Basalkiel kräftig, Nackenauftreibung ± schwach ausgebildet; Oberlamelle Spiralis meist überragend, zum Teil nicht erreichend bis erreichend; Unterlamelle und Subcolumellaris wie bei *E. gastron* n. sp.; Lunellar fast dorsal bis dorsal – dorsolateral, Principalis bis fast lateral oder lateral ziehend; obere Gaumenfalte ± im Bogen in Lunella übergehend, selten von dieser getrennt, diese kräftig, Subclaustralis – Sulcalis ± kräftig ausgebildet, zum Teil Basalis als Sporn der Lunella ausgebildet; Clausiliumplatte bei schrägem Einblick in Mündung meist halb sichtbar, Außenrand oben zum Teil über Lunella ragend, außen wenig gebuchtet, unten stumpfe Ecke bildend.

Genitalapparat: Siehe 7.4.

Bemerkungen: *E. mazanderanica* ist nach dem vorliegenden Material in W-Māzandarān von der W-Grenze der Provinz bis E des Chālūs Rūd verbreitet.

6.9. *Euxina forcarti* **n. sp.** (Taf. 1, Fig. 3)

Triloba (*Illunellaria*) *lessonae*, – Forcart (1935: 431, Abb. 6) [non Issel].

Typusmaterial: Holotypus: MNP, H = 20.9 mm, D = 6.0 mm, D/H = 0.287, Prov. Māzandarān, Küstenebene des mittleren Māzandarān, Sari (= Sārī), J. de Morgan. – Paratypen: MNPM 27, 49, gleiche Daten wie Holotypus. – Maße: Typusprobe (mit Holotypus n = 5): H: 19.1–21.7 mm, D: 5.9–6.2 mm, R_2: 21–29, $\bar{x}$ = 23.6.

Weiteres Material: Prov. Māzandarān: Nūr-Park bei Nūr (PIE); – S Ālamdeh, 1000 m (PIE); – S Ālamdeh, 1450 m (PIE, N 10176); – 11 km E Ālāsht (PIE); – zwischen Pulicharchun und Pulidschevarem, Tālār-Tal (NMB 3966a); – Weg von Sengenischt nach Sipei, Tālār-Tal (NMB 3966b); – E Salem-Beiram, Tedschen- (= Tejan-) Tal (NMB 3966c); – Maße: S Ālamdeh, 1450 m (n = 4): H: 21.0–23.1 mm, D: 6.9–7.0 mm, R_2: 16–24, $\bar{x}$ = 19.0; – 11 km E Ālāsht (n = 4): H: 21.4–22.9 mm, D: 6.5–6.6 mm, R_2: 21–25, $\bar{x}$ = 23.0.

Etymologie: Benannt nach L. Forcart (1902–1990), der diese Art als *lessonae* bestimmte.

Diagnose: Gehäusespitze sehr dick; obere Windungen verhältnismäßig weit gerippt; Nackenauftreibung unterschiedlich schwach ausgebildet; obere Gaumenfalte ± von Lunella getrennt, Basalis meist fehlend; Clausiliumplatte gebuchtet, untere Einbuchtung tief (dadurch dreilappig).

Beschreibung des Gehäuses: Spitze sehr dick, konisch bis etwas ausgezogen; obere Windungen (abgesehen von Protoconch) verhältnismäßig weit, untere eng gerippt und ± gestrichelt, Rippung am Nacken weniger eng; Basalkiel kräftig, Nakkenauftreibung ± deutlich bis schwach ausgebildet; Oberlamelle Spiralis meist überragend, zum Teil erreichend; Unterlamelle und Subcolumellaris wie bei *mazanderanica* und *gastron* n. sp.; Lunellar fast dorsal, Principalis bis dorsolateral oder fast lateral ziehend; obere Gaumenfalte ± von Lunella getrennt, diese schwielig, Subclaustralis – Sulcalis schwach ausgebildet bis fehlend, Basalis zum Teil als deren Verlängerung angedeutet; Clausiliumplatte bei schrägem Einblick in Mündung fast voll,

zum Teil halb sichtbar, Außenrand außen und unten gebuchtet, untere Einbuchtung ± tief (dadurch dreilappig).

Genitalapparat: Siehe FORCART (1935: 432, Abb. 6c). Bei der Nachuntersuchung des zugehörigen Dauerpräparats (NMB 3966c Mikr. Präparat IV 21) zeigte sich, daß FORCART die Struktur der männlichen Endwege falsch gedeutet hat. Der Teil, der von ihm für einen Penisappendix gehalten wurde, ist der Hauptarm des Penisretraktors, während der als solcher bezeichnete Teil nur einen seiner Nebenarme darstellt.

Bemerkungen: *E. forcarti* ist nach dem vorliegenden Material im mittleren Māzandarān vom Galand-Tal im W bis zum Tejan-Tal im E verbreitet. Ob das von LIKHAREV (1962: 171) erwähnte Exemplar von Astrabad (= Gorgān), das von HERZ gesammelt wurde, zu *forcarti* gehört, ist fraglich.

Kleine *Euxina*-Arten

Zur Gruppe der kleinen *Euxina*-Formen des Untersuchungsgebiets, die bisher als eine Art *E. lessonae* aufgefaßt wurde (NEUBERT 1993: 69–70, NORDSIECK 1994: 11, 28), gehören drei Formen, die sich ähnlich wie die großen im Bau des Clausiliars unterscheiden (Abb. 5) und ein ähnliches Verbreitungsmuster zeigen. Da auch bei ihnen keine Übergänge gefunden wurden, werden sie ebenfalls als Arten angesehen: *E. talyschana*, *E. lessonae* und *E. achrafensis* n. sp. Auch bei dieser Gruppe wird diese Ansicht durch die Untersuchungen des Genitalapparats bestätigt.

6.10. *Euxina talyschana* Likharev 1962

Euxina (*Illunellaria*) *lessonae*, – GERMAIN (1936: 317) [part., non Issel].
Euxina (*Euxina*) *talyschana* Likharev 1962: 173, Abb. 97–98.
Euxina (*Illunellaria*) *lessonae talyschana*, – NEUBERT (1993: 69).

Diagnose: Gehäusespitze weniger bis sehr dick; obere Windungen verhältnismäßig eng gerippt; Nackenauftreibung ± deutlich ausgebildet; obere Gaumenfalte zum Teil von Lunella getrennt, Basalis fehlend; Clausiliumplatte unterschiedlich deutlich gebuchtet.

Beschreibung des Gehäuses der Nominatform (des Iran): Spitze sehr dick, konisch; obere Windungen (abgesehen von Protoconch) eng, untere noch enger gerippt, wenig gestrichelt, Rippung am Nacken wieder weniger eng; Basalkiel kräftig, Nackenauftreibung ± deutlich ausgebildet; Oberlamelle Spiralis erreichend bis überragend, zum Teil nicht erreichend; Unterlamelle hoch bogig, vorn erniedrigt und auf Spindelkante endend; Subcolumellaris bei senkrechtem Einblick in Mündung nicht sichtbar; Lunellar dorsal bis fast dorsal, Principalis bis dorsolateral oder fast lateral ziehend; obere Gaumenfalte meist von Lunella getrennt, diese schwielig, Subclaustralis – Sulcalis ± schwach ausgebildet, Basalis fehlend; Clausiliumplatte bei schrägem Einblick in Mündung fast voll bis voll sichtbar, Außenrand außen und unten unterschiedlich deutlich gebuchtet.

Genitalapparat: Siehe LIKHAREV (1962: 175, Abb. 98).

Bemerkungen: *E. talyschana* wurde von LIKHAREV (1962) nach Exemplaren beschrieben, die ZNOJKO am Njudis-Kalasi und Šindan-Kalasi im Talyš-Gebirge im ehemaligen Sowjet-Aserbaidschan gesammelt hatte; der erstgenannte Fundort ist der Locus typicus. Die Art ist demnach vom Talyš-Gebirge Aserbaidschans bis W-Gīlān (wenigstens bis in die Umgebung des Kargān Rūd) verbreitet und kommt auch jen-

seits des Gebirgskamms im iranischen Aserbaidschan vor. Die Form von Gendj-Khâné und Souah stimmt mit der Nominatform überein, soweit dies aus der Beschreibung und Abbildung von LIKHAREV zu schließen ist. Eine Untersuchung der Typen aus dem Talyš-Gebirge war bisher nicht möglich, so daß sich die obige Beschreibung auf die genannten iranischen Proben bezieht. Die Form des Āstārā-Tals unterscheidet sich dagegen in einigen Merkmalen von der Nominatform, die sie *E. lessonae* annähern, so daß sie als Unterart abgetrennt wird.

E. talyschana talyschana Likharev (Taf. 2, Fig. 1)

Material: Prov. Gīlān: Gendj-Khâné (MNPM 48, 51, 52, N 8640, 9848); – Prov. Āẕarbāyjān-e Sharqī: Souah (MNPM 58); – Maße: Gendj-Khâné (n = 20): H: 12.4–14.4 mm, D: 3.8–4.4 mm, R_2: 29–42, $\bar{x}$ = 34.6.

E. talyschana astarana **n. subsp.** (Taf. 2, Fig. 2)

Typusmaterial: Holotypus: MNP, H = 12.8 mm, D = 3.6 mm, D/H = 0.281, Prov. Gīlān, Tal des Āstārā Chāy, Kachpi (0 m über NN), J. DE MORGAN. – Paratypen: MNPM 57, N 8639, gleiche Daten wie Holotypus. – Maße: Typusprobe (mit Holotypus n = 12): H: 12.0–13.3 mm, D: 3.6–4.0 mm, R_2: 31–37, $\bar{x}$ = 34.4.

Weiteres Material: Prov. Gīlān: Khodja-Daoud-Köprü (MNPM 50).

Etymologie: Benannt nach dem Fundgebiet der Unterart, dem Āstārā-Tal an der Grenze von Aserbaidschan und Iran.

Diagnose: Wie *t. talyschana*, aber Spitze weniger dick, etwas ausgezogen; Nakkenauftreibung stärker ausgebildet; Außenrand der Clausiliumplatte außen und unten deutlich gebuchtet.

Bemerkungen: Siehe bei *talyschana*.

6.11. *Euxina lessonae* (Issel 1865) (Taf. 2, Fig. 3)

Clausilia lessonae Issel [1865: sep.] 1866: 426, Taf. 3, Fig. 55–57.
Clausilia reshtensis Biggs 1931: 164, Abb.
Euxina (*Illunellaria*) *lessonae*, – GERMAIN (1936: 317) [part.].
Triloba (*Illunellaria*) *lessonae*, – STARMÜHLNER & EDLAUER (1957: 469).
Euxina (*Euxina*) *lessonae*, – LIKHAREV (1962: 175, Abb. 99–101).
Euxina (*Illunellaria*) *lessonae lessonae*, – NEUBERT (1993: 69, Taf. 9, Fig. 7).

Material: Prov. Gīlān: Ali-nô-Deh (MNPM 1354); – Imam Zada Hachim (MNPM 1431); – Boulout-bar (MNPM 1341); – Rakhtar-Khâné (MNPM 1152); – Titi (MNPM 1168); – Serd-âb-é-Bâlá (MNPM 1177, N 9849); – Haouzi (MNPM ?); – Señg-é-Serèk (MNPM 1199, N 8641); – Siah Khâni (MNPM 1255); – Chah Nichin (MNPM 1287); – Lahidschan (= Lāhījān) (NMWE 53361); – Prov. Māzandarān: Mian Deh Roud (MNPM 1134); – Zalm (MNPM 1093); – Laté-Khonion (MNPM 1073); – zwischen Tschalus (= Chālūs) und Babolsar (= Bābolsar) (NMWE 57728); – Dasht-Nazīr (PIE); – Maße: Serd-âb-é-Bâlá (n = 20): H: 12.3–14.9 mm, D: 3.8–4.4 mm, R_2: 24–33, $\bar{x}$ = 27.2; – Señg-é-Serèk (n = 20): H: 13.0–14.7 mm, D: 3.9–4.2 mm, R_2: 23–34, $\bar{x}$ = 27.6; – Chah Nichin (n = 10): H: 12.7–14.4 mm, D: 3.8–4.5 mm, R_2: 26–34, $\bar{x}$ = 28.7; – Laté-Khonion (n = 10): H: 12.0–14.8 mm, D: 3.8–4.5 mm, R_2: 15–29, $\bar{x}$ = 20.8.

Diagnose: Gehäusespitze weniger dick; obere Windungen verhältnismäßig weit gerippt; Nackenauftreibung deutlich ausgebildet; obere Gaumenfalte zum Teil von Lunella getrennt, Basalis meist fehlend; Clausiliumplatte deutlich gebuchtet.

Beschreibung des Gehäuses: Spitze dick, etwas ausgezogen, obere Windungen (abgesehen von Protoconch) weit, untere eng gerippt und gestrichelt, Rippung am Nacken weniger eng; Basalkiel kräftig, Nackenauftreibung deutlich ausgebildet;

Oberlamelle Spiralis meist überragend, zum Teil erreichend, selten nicht erreichend; Unterlamelle und Subcolumellaris wie bei *talyschana*; Lunellar fast dorsal, Principalis bis dorsolateral oder fast lateral ziehend; obere Gaumenfalte zum Teil von Lunella getrennt, diese schwielig, Subclaustralis-Sulcalis ± schwach ausgebildet, Basalis zum Teil als deren Verlängerung angedeutet; Clausiliumplatte bei schrägem Einblick in Mündung halb bis voll sichtbar, Außenrand außen und unten ± deutlich gebuchtet.

Genitalapparat: Siehe LIKHAREV (1962: 176, Abb. 101). Der Genitalapparat unterscheidet sich nach den Abbildungen von LIKHAREV beträchtlich von dem der *E. talyschana*; die Art ist nach seinen Angaben außerdem ovovivipar.

Bemerkungen: *E. lessonae*, für die ISSEL (1865) bei der Beschreibung nur den Fundort „Ghilan" angab, wurde von der Missione Italiana, die den Weg von Teheran nach Rasht nahm (siehe 3.), wahrscheinlich irgendwo in der Nähe der letztgenannten Stadt gesammelt. Die Form, die von BIGGS (1931) als *reshtensis* beschrieben wurde (siehe NEUBERT 1993: Taf. 9, Fig. 7), stammt nach seinen Angaben von Pir-i-Bazaar = Pīr Bāzār in der Nähe von Rasht. Beide dürften zur gleichen, also zur Nominatform gehören. Die Art ist nach dem vorliegenden Material vom mittleren Gīlān (im W wenigstens bis in die Umgebung von Bandar-e Anzalī und Rasht) bis nach Māzandarān E des Chālūs Rūd verbreitet. Die aus Gīlān stammenden Proben werden zur Nominatform gestellt. Die Form von W-Māzandarān unterscheidet sich von der aus Gīlān durch zum Teil stärker ausgezogene Spitze und weitere Rippung.

6.12. *Euxina achrafensis* **n. sp.** (Taf. 2, Fig. 4)

Laciniaria (*Euxina*) *reshtensis*, – FORCART (1935: 430) [non Biggs].
Euxina (*Illunellaria*) *lessonae*, – GERMAIN (1936: 317) [part., non Issel].

Typusmaterial: Holotypus: MNP, H = 17.7 mm, D = 4.1 mm, D/H = 0.232, Prov. Māzandarān, Küstenebene des mittleren Māzandarān, Amol (= Āmol), J. DE MORGAN. – Paratypen: MNPM 28, N 9850, gleiche Daten wie Holotypus. – Maße: Typusprobe (mit Holotypus n = 12): H: 15.3–17.8 mm, D: 4.0–4.6 mm, R_2: 21–27, $\bar{x}$ = 23.8.

Weiteres Material: Prov. Māzandarān: Nichta (MNPM ?); – Sari (MNPM ?); – Achraf (MNPM 19, N 8642); – Nūr-Park bei Nūr (PIE); – S Ālamdeh, 400 m (PIE, N 10174); – S Ālamdeh, 1000 m (PIE); – S Ālamdeh, 1450 m (PIE); – 25 km S Āmol (PIE); – 12 km NW Zīrāb (PIE); – 11 km E Ālāsht (PIE, N 10178); – Meschhediser (= Bābolsar) (Babul- (= Bābol-) geniste) (NMB 3971a–b); – Dastengkela, Tālār-Tal (NMB 3971c); – Maße: Achraf (n = 10): H: 15.4–18.1 mm, D: 4.1–4.4 mm, R_2: 22–33, $\bar{x}$ = 27.0; – Nūr-Park bei Nūr (n = 12): H: 12.6–15.3 mm, D: 3.8–4.1 mm, R_2: 18–27, $\bar{x}$ = 20.4; – S Ālamdeh, 400 m (n = 20): H: 13.1–15.2 mm, D: 3.9–4.3 mm, R_2: 20–29, $\bar{x}$ = 23.0; – 11 km E Ālāsht (n = 20): H: 14.6–18.3 mm, D: 4.0–4.5 mm, R_2: 19–28, $\bar{x}$ = 22.8.

Etymologie: Nach einem Etikettnamen von DE MORGAN, abgeleitet von der Stadt Achraf.

Diagnose: Gehäusespitze weniger dick, zum Teil ausgezogen; obere Windungen verhältnismäßig weit gerippt; Nackenauftreibung unterschiedlich schwach ausgebildet; obere Gaumenfalte meist mit Lunella verbunden, zum Teil Basalis als Sporn der Lunella ausgebildet; Clausiliumplatte kaum gebuchtet.

Beschreibung des Gehäuses: Spitze dick, unterschiedlich stark ausgezogen; Skulptur wie bei *E. lessonae*; Basalkiel kräftig, Nackenauftreibung deutlich bis schwach ausgebildet; Oberlamelle Spiralis nicht erreichend bis überragend; Unterlamelle und Subcolumellaris wie bei *talyschana* und *lessonae*, erstere zum Teil niedriger; Lunellar fast dorsal bis dorsal-dorsolateral, Principalis bis dorsolateral, fast

lateral oder lateral ziehend; obere Gaumenfalte ± im Bogen in Lunella übergehend, selten von dieser getrennt, diese ± kräftig, Subclaustralis-Sulcalis meist deutlich ausgebildet, zum Teil Basalis als Sporn der Lunella ausgebildet; Clausiliumplatte bei schrägem Einblick in Mündung halb bis fast voll sichtbar, Außenrand oben zum Teil über Lunella ragend, außen wenig gebuchtet, unten stumpfe Ecke bildend.

Genitalapparat: Siehe 7.4.

Bemerkungen: *E. achrafensis* n. sp. ist nach dem vorliegenden Material im mittleren Māzandarān vom Galand-Tal im W bis Behshahr im E verbreitet. Der Fundort Nichta einer Probe von DE MORGAN geht möglicherweise auf eine Verwechslung zurück oder beruht auf Verschleppung, da dieser im Verbreitungsgebiet von *E. lessonae* liegt. Bei der Probe von Achraf = Behshahr ist als Verlängerung der Subclaustralis-Sulcalis eine verhältnismäßig lange Basalis ausgebildet.

6.13. *Mucronaria* (*Multiplicaria*) *duboisi* (Charpentier 1852) (Abb. 4)

Mucronaria (*Mucronaria*) *duboisi*, – LIKHAREV (1962: 282, Abb. 195, 198–200).

Material: Prov. Māzandarān: Zalm (MNPM ?); – Laté-Khonion (MNPM ?); – Dasht-Nazīr (PIE); – S Ālamdeh, 1450 m (PIE); – 11 km E Ālāsht (PIE, N 10179).

Bemerkungen: Es war bisher nicht bekannt, daß *M. duboisi* im Untersuchungsgebiet vorkommt (siehe LIKHAREV 1962: Abb. 195). Ihr Verbreitungsgebiet ist offenbar auf den W- und mittleren Teil von Māzandarān beschränkt. Eine Erklärung dafür wäre, daß die Art dieses Gebiet von ihrem Hauptverbreitungsgebiet Kaukasien her über das Kaspische Meer erreicht hat (siehe 7.1.).

6.14. *Likharevia gilanensis* **n. sp.**

Typusmaterial: Holotypus: MNP, H = 18.4 mm, D = 3.8 mm, D/H = 0.207, Prov. Gīlān, Dalfak-Gebirge bei Deilamān, Siah Khâni (1980 m über NN), J. DE MORGAN. – Paratypen: MNPM 1249, 1253, N 8635, 9843, gleiche Daten wie Holotypus. – Maße: Typusprobe (n = 20): H: 15.0–19.6 mm, D: 3.5–4.0 mm.

Etymologie: Benannt nach dem Verbreitungsgebiet der Art, der Provinz Gīlān.

Diagnose: Im Vergleich zu *L. gustavi* Gehäuse dunkler gefärbt; Nacken stärker gerippt; Lunellar tiefer liegend (lateral statt dorsolateral).

Beschreibung des Gehäuses der Nominatform: Horn- bis blaubraun; alle Windungen (abgesehen von Protoconch) schwach und unregelmäßig rippenstreifig (± geglättet), mit unterschiedlich deutlichem weißen Nahtfaden, obere Windungen kaum stärker rippenstreifig, am Nacken unregelmäßig weit gerippt, Rippen ± weiß; Basalkiel ± kräftig, Nackenauftreibung schwach ausgebildet; Oberlamelle ± kräftig, hinten (vor Clausiliumplatte) nur Parallellamelle sichtbar; Unterlamelle ± niedrig, auf Spindelkante endend oder wenig über diese verlängert; Subcolumellaris etwa in Höhe des Lunellars endend, bei schrägem Einblick in Mündung nicht sichtbar; Lunellar ± lateral (zum Teil mehr ventrolateral oder mehr dorsolateral); Pliculae und Gaumenfalten wie bei *L. gustavi*, ± kräftig ausgebildet; Clausiliumplatte bei schrägem Einblick in Mündung halb bis nicht, meist nur Rand sichtbar.

Genitalapparat: Nicht untersucht. Genitalapparat von *L. gustavi* siehe LIKHAREV (1962: Abb. 203).

Bemerkungen: Die verschiedenen von DE MORGAN im Untersuchungsgebiet gesammelten *Likharevia*-Formen, die sich hauptsächlich in der Skulptur unterscheiden, werden von *L. gustavi* vom Talyš-Gebirge (Nominatform NORDSIECK

Abb. 4. *Mucronaria duboisi* (Charpentier 1852); 11 km E Ālāsht (1400 m über NN), J. MARTENS & H. PIEPER, 27. + 28. VI. 1978 (SMNS ZI 30001). – Maßstab: Gehäuse: 3:1, Nacken 5:1. – Photo: R. HARLING (SMNS).

1975: Taf. 7, Fig. 4; gerippte Form Taf. 3, Fig. 1) als Art getrennt, weil sie in den anderen Merkmalen des Gehäuses untereinander mehr übereinstimmen als mit den Formen der *gustavi*. Die letztere kommt außer im ehemaligen Sowjet-Aserbaidschan nach den Aufsammlungen von MARTENS und PIEPER auch im iranischen E-Aserbaidschan vor (geglättete Form von Khalan bei Kaleybar, Qara dāgh), ist also viel weiter verbreitet als bisher bekannt war. Die *gilanensis* von Gendj-Khâné unterscheidet sich von den Formen der *gustavi* vom Talyš-Gebirge mehr als die *gustavi*-Form vom weiter entfernten Qara dāgh. Dies ist ein weiterer Grund für die Wertung der *gilanensis* als selbständige Art.

L. gilanensis gilanensis **n. subsp.** (Taf. 3, Fig. 2–3)

Weiteres Material: Prov. Gīlān: Tchalmeh roud (MNPM 1322); – Hézar Sona (MNPM 1310, N 8636, 9844); – Maße: Hézar Sona (n = 12): H: 16.9– 21.9 mm, D: 3.5–4.1 mm, R_2: 17–22, $\bar{x}$ = 19.5.

Bemerkungen: Die beiden Proben leiten in der Skulptur zur folgenden *g. costulata* n. subsp. über. In der Probe von Tchalmeh roud, die im übrigen mit der Nominatform übereinstimmt, sind etwa 1/4 der Exemplare stärker rippenstreifig. Die Form von Hézar Sona (Taf. 3, Fig. 3) unterscheidet sich stärker von der Nominatform: Gehäuse hornbraun; alle Windungen (abgesehen von Protoconch) eng stumpf gerippt, Rippen kaum weiß, am Nacken Rippung weit. Sie vermittelt also zwischen der Nominat-Unterart und *g. costulata* n. subsp. und könnte auch zu letzterer gestellt oder als eigene Unterart beschrieben werden.

L. gilanensis costulata **n. subsp.** (Taf. 3, Fig. 4)

Typusmaterial: Holotypus: MNP, H = 17.6 mm, D = 3.7 mm, D/H = 0.210, Prov. Gīlān, Tālesh-Gebirge, Gendj-Khâné (2380 m über NN), J. DE MORGAN. – Paratypen: MNPM 32, N 8634, 9842, gleiche Daten wie Holotypus. – Maße: Typusprobe (n = 20): H: 15.3–19.1 mm, D: 3.4–3.9 mm, R_2: 11–18, $\bar{x}$ = 14.7.

Weiteres Material: Prov. Gīlān: Chah Nichin (MNPM 1281).

Etymologie: Benannt nach der Skulptur der Unterart.

Diagnose: Wie *g. gilanensis*, aber hornbraun; alle Windungen (abgesehen von Protoconch) ± gleichmäßig stumpf gerippt, Rippen ± weiß, am Nacken Rippung weiter; Unterlamelle ± über Spindelkante verlängert.

Bemerkungen: Siehe bei *g. gilanensis*.

7. Diskussion

Das Untersuchungsgebiet ist der größte Teil der biogeographischen Einheit, die (mit dem Namen der antiken Landschaft) als hyrkanische Länder oder kurz als Hyrkanien bezeichnet wird. Diese Einheit umfaßt das Talyš-Gebiet des ehemaligen Sowjet-Aserbaidschan und die iranischen Provinzen Gīlān und Māzandarān. Es handelt sich um einen verhältnismäßig schmalen Landstreifen mit ständig feuchtem warmtemperierten Klima, der sich zwischen der Küste des Kaspischen Meeres und dem Elburs-Gebirge erstreckt und, soweit vom Menschen noch nicht tiefgreifend verändert, bis in etwa 2500 m Höhe von einem sommergrünen Feuchtwald bedeckt ist. Klima und Vegetation sind im gesamten Gebiet verhältnismäßig homogen und werden, wenn man als S-Grenze den Gebirgskamm annimmt, hauptsächlich durch die Höhe des jeweiligen Standorts modifiziert. Hyrkanien ist auf allen Seiten, soweit es nicht vom Kaspischen Meer begrenzt wird, von Gebieten umgeben, deren Klima trockener und (oder) kälter ist, so daß es biogeographisch mehr oder weniger isoliert ist, was die Untersuchung seiner Faunen besonders interessant macht. Die Isolation ist das Ergebnis von tektonischen Vorgängen und klimatischen Veränderungen in geologisch junger Zeit, so daß diese Untersuchung auch für die Erforschung der Phylogenese der betreffenden Tiergruppen von Bedeutung sein kann.

Die Untersuchung der Clausilien-Fauna von Gīlān und Māzandarān ermöglichte in diesem Zusammenhang Aussagen

1) zum Grad des Endemismus und damit zur zoogeographischen Stellung Hyrkaniens;
2) zur Verbreitung der Arten innerhalb des Gebiets und damit zu dessen zoogeographischer Unterteilung;
3) zur Ökologie der Arten im Vergleich zu anderen Gebieten der W-Paläarktis und zum Reliktcharakter der Fauna;
4) zur Phylogenese der *Euxina*-Arten, die in diesem Gebiet vorkommen.

7.1. Zoogeographische Stellung von Hyrkanien

Von den 14 im Untersuchungsgebiet vorkommenden Arten sind 12 für Hyrkanien endemisch oder fast endemisch. Zehn Arten, nämlich *Serrulina senghanensis, Laeviphaedusa hyrcanica, Microphaedusa morgani,* alle *Euxina*-Arten und *Likharevia gilanensis* n.sp., sind auf dieses Gebiet beschränkt. Von den übrigen vier Arten sind zwei, nämlich *Serrulina sieversi* und *Caspiophaedusa perlucens*, fast endemisch, da sie außer in Hyrkanien nur in E-Kaukasien vorkommen. Für *Serrulina sieversi* ist die

Verbreitung in Hyrkanien viel ausgedehnter und die Zahl der Nachweise weit größer als außerhalb dieses Gebiets, so daß der Schwerpunkt ihrer Verbreitung in Hyrkanien ist. *Caspiophaedusa perlucens* zeigt in Hyrkanien eine stärkere Formenbildung als außerhalb (zwei Unterarten), so daß auch diese Art ihren Verbreitungsschwerpunkt in Hyrkanien hat. Die verbleibenden zwei Arten, *Pravispira semilamellata* und *Mucronaria duboisi*, sind in Kaukasien weit verbreitet und kommen nur in bestimmten Teilen Hyrkaniens vor. Im Gegensatz zur Zonitiden-Fauna, die von Riedel (1966) untersucht wurde, stützt also die Clausilien-Fauna die Abtrennung Hyrkaniens als selbständige zoogeographische Provinz von der Kaukasischen Provinz, wie sie von Likharev & Rammelmeier (1952) vorgeschlagen wurde. Es bleibt abzuwarten, welches Ergebnis die Untersuchung der übrigen Landschnecken-Faunen in dieser Hinsicht haben wird.

7.2. Verbreitung der Arten

Clausilien kommen in Hyrkanien in allen Wäldern, auch in solchen auf der zum iranischen Hochland gerichteten Seite des Elburs-Gebirges, und an Felsen oberhalb der Waldgrenze vor (siehe Germain 1936: 307–308). Die Verbreitung der Arten innerhalb dieses Gebiets ist sehr unterschiedlich. *Serrulina sieversi, Caspiophaedusa perlucens* und die beiden *Euxina*-Gruppen sind in ganz Hyrkanien verbreitet. *Serrulina senghanensis* und *Microphaedusa morgani* sind, soweit bekannt, auf ein jeweils kleines Gebiet im Dalfak-Gebirge von Gīlān beschränkt. *Pravispira semilamellata* kommt wahrscheinlich nur im Talyš-Gebirge vor, das den östlichen Vorposten ihrer Verbreitung darstellen dürfte. Die übrigen Arten besiedeln einen größeren Teil von Hyrkanien. *Laeviphaedusa hyrcanica* ist, soweit bekannt, vom Tal des Sefīd Rūd in Gīlān bis zu dem des Tālār Rūd in Māzandarān verbreitet. *Mucronaria duboisi* wurde nur in Māzandarān, *Likharevia gilanensis* n.sp. nur in Gīlān gesammelt. Bei den Verbreitungsgebieten der *Euxina*-Arten sind die Grenzen zwischen der jeweils westlichen und mittleren Art bei beiden Gruppen verschieden, zwischen der jeweils mittleren und östlichen Art etwa gleich (siehe Abb. 5). Eine zoogeographische Unterteilung Hyrkaniens aufgrund der Verbreitung der Clausilien-Arten allein ist also kaum möglich. Bei mehreren Arten festgestellte Verbreitungsgrenzen, die dafür geeignet wären, sind nur die Grenze zwischen Gīlān und Māzandarān und eine Grenze innerhalb von Māzandarān zwischen den Tälern des Chālūs Rūd und des Galand Rūd.

Auch die Höhenverbreitung der Clausilien-Arten ist verschieden. Während die Mehrzahl der Arten in allen Höhenlagen der Waldstufe vorkommt, meiden einige Arten (*Laeviphaedusa hyrcanica, Euxina gastron* n.sp., *Mucronaria duboisi*) offenbar die Wälder der tiefen Lagen. Bei *Euxina talyschana* ist die Unterart *t. astarana* n.subsp. nur von tieferen, die Nominat-Unterart nur von höheren Lagen nachgewiesen. Bei *Caspiophaedusa perlucens* ist die bekannte Höhenverbreitung der beiden Unterarten auffallend verschieden. Während im E die Nominat-Unterart in tiefen und höheren Lagen zu finden ist, wurde im W *p. gilanensis* nur oberhalb 1000 m über NN gesammelt; die Art scheint also in Gīlān in tieferen Lagen zu fehlen. *Likharevia gilanensis* kommt offenbar nur in hohen Lagen vor; ihre Fundorte liegen zwischen 1600 und 2400 m über NN. Die beiden für das Dalfak-Gebirge endemischen Arten sind möglicherweise auch auf bestimmte Höhenlagen beschränkt. *Serrulina senghanensis* wurde nur zwischen 50 und 900 m über NN, weiter oben im gleichen Tal aber nicht mehr gefunden. *Microphaedusa morgani* fand sich nur an einer Stelle in 2100 m Meereshöhe.

7.3. Ökologie der Arten

Die ökologischen Präferenzen, die DE MORGAN beim Sammeln der Clausilien-Arten feststellte, wurden von ihm bei der Mehrzahl der Arten auf den Etiketten und besonders in den nachgelassenen Dokumenten vermerkt, die von GERMAIN (1936) zum Teil veröffentlicht wurden. Danach finden sich in Hyrkanien Clausilien an den gleichen Biotop-Typen, Baum und Fels, die von mir (NORDSIECK 1979: 252 und Fußnote 4) bereits für die Clausilien der W-Paläarktis allgemein genannt wurden. Die Mehrzahl der Arten kommt an Bäumen und deren Resten in Wäldern und kleineren Baumbeständen vor, während *Likharevia gilanensis* an Felsen und felsnahen Steinen lebt. Die Baumschnecken nutzen zwei verschiedene Möglichkeiten, die Faulholz bietet (GERMAIN: 307–308, 313–314, 317): *Serrulina sieversi, Laeviphaedusa hyrcanica* und *Caspiophaedusa perlucens* dringen tief in die durch Fäulnis weichen Kerne des Holzes ein, während die *Euxina*-Arten weiter außen unter der Rinde, außerdem unter Fallaub und anderen pflanzlichen Resten leben. Eine gewisse Sonderstellung nimmt *Serrulina senghanensis* ein, die im Moos von Ruinenmauern und zwischen deren Trümmerschutt gefunden wurde (GERMAIN: 317). Sie dürfte also eher den Felsenschnecken zuzurechnen sein. Zu den restlichen Arten wurden von DE MORGAN keine Angaben gemacht. Für *Pravispira semilamellata* und *Mucronaria duboisi* kann angenommen werden, daß sie die gleichen ökologischen Präferenzen haben wie in ihrem kaukasischen Verbreitungsgebiet. Diese wären für *Pravispira semilamellata* die gleichen wie für die anderen im Faulholz lebenden Arten der Serrulininae, während *Mucronaria duboisi* an Bäumen und Felsen vorkommen kann. Bei den ökologischen Merkmalen der Clausilien gibt es also keine größeren Unterschiede der Arten Hyrkaniens zu denen der übrigen Gebiete der W-Paläarktis. Eine Besonderheit dieses Gebiets, die es mit SW-Kaukasien und dem östlichen pontischen Anatolien gemeinsam hat, ist jedoch, daß es eine größere Gruppe von tief ins Faulholz eindringenden Arten gibt. Dies dürfte mit dem feucht-warmen Klima dieser Regionen zusammenhängen, das größere Mengen völlig durchweichten Faulholzes entstehen läßt.

Diese ökologische Besonderheit der Clausilien-Fauna Hyrkaniens ist auch für die Analyse der tertiären Clausilien-Faunen Europas von Bedeutung. Von den 14 in Hyrkanien vorkommenden Arten gehören sechs zu den Serrulininae, darunter alle Arten, die Faulholz auf die beschriebene Weise nutzen. Die Clausilien-Faunen aus dem Miozän und Unter-Pliozän Mittel-Europas, die wegen ihres Artenreichtums annähernd die Zusammensetzung der jeweiligen Fauna wiedergeben dürften, bestehen zu etwa 40% aus Arten der Serrulininae (siehe NORDSIECK 1981: 106–109), stimmen also in dieser Hinsicht mit der hyrkanischen Fauna auffallend überein. Da es sich bei den neogenen Faunen mit großer Wahrscheinlichkeit um Waldfaunen handelt (NORDSIECK 1981: 110), kann angenommen werden, daß der hohe Anteil an Arten der Serrulininae wie bei der hyrkanischen Fauna mit der beschriebenen Nutzung des anfallenden Faulholzes zusammenhängt, was wiederum den Schluß auf ein vergleichbar feucht-warmes Klima zuläßt. Die Clausilien-Fauna Hyrkaniens kann also in Hinsicht auf ihre Zusammensetzung und die damit zusammenhängende ökologische Besonderheit als eine Reliktfauna in der W-Paläarktis bezeichnet werden. Dies steht in Einklang mit dem Typ des hyrkanischen Waldes, der diese Fauna beherbergt, da in ihm mehrere Holzarten vorkommen, die als Tertiärrelikte angesehen werden.

7.4. Phylogenese der hyrkanischen *Euxina*-Arten

Die Verbreitung von *Euxina* und die Merkmale der hyrkanischen Arten geben Anlaß zu Fragen, die die Phylogenese dieser Arten insgesamt und der einzelnen Arten innerhalb der Gruppe betreffen. Während bei den anderen Gruppen, die für Hyrkanien endemisch sind, die nächsten Verwandten entweder auch in Hyrkanien oder im benachbarten Kaukasien zu finden sind, kommen die anderen *Euxina*-Arten weit entfernt in SE-Bulgarien und der NW-Türkei vor. Sie sind also von den hyrkanischen Arten durch eine große Lücke in der NE-Türkei, Armenien und einem Teil von Aserbaidschan getrennt, in der Arten verwandter Gattungen wie *Euxinastra* und *Elia* verbreitet sind.

Bei einem Vergleich der hyrkanischen mit den übrigen Arten von *Euxina* fällt weiter auf, daß sie einer dieser Arten, *E. persica* (O. Boettger 1879), im Gehäusebau (Gestalt, Ausbildung der Spitze und der Clausiliumplatte) auffallend ähnlich sind. Diese Ähnlichkeit ist so groß, daß die großen Arten bisher zu *persica* gestellt wurden. Die Abtrennung der hyrkanischen Arten als Untergattung *Illunellaria* (Neubert 1993: 69, Nordsieck 1994: 11, 28), die auf den Abbildungen von Likharev (1962: Abb. 98, 101) und der Untersuchung des Dauerpräparats von Forcart (siehe 6.9.) beruhte, konnte nach einer noch nicht abgeschlossenen Untersuchung weiterer Arten (*mazanderanica, achrafensis* n.sp.) nicht aufrechterhalten werden. Damit ist die Frage, ob die Disjunktion von *Euxina* durch Vikarianz oder durch Verbreitung einer Art der Stammgruppe nach E entstanden ist, noch offen. Die Gehäusemerkmale dicke Spitze und ± gebuchtete Clausiliumplatte finden sich außer bei *Euxina*-Arten innerhalb der Mentissoideini auch noch bei anderen Gattungen, die jedoch nach der Ausbildung des Genitalapparats nicht nahe mit *Euxina* verwandt sind (dicke Spitze bei *Elia* und *Euxinastra*, gebuchtete Clausiliumplatte bei *Euxinastra*). Es handelt sich also wahrscheinlich um Apomorphien, die auf Parallelevolution zurückgehen. Ob es innerhalb von *Euxina* Synapomorphien von *persica* und der hyrkanischen Artengruppe sind, müssen weitere Untersuchungen dieser Arten, besonders solche des Genitalapparats, zeigen.

Euxina ist auch die einzige Clausilien-Gruppe, von der mehrere Arten in Hyrkanien vorkommen. Diese gehören zwei Reihen an, deren Gehäuse sich hauptsächlich durch die Größe unterscheiden. Die zur gleichen Reihe gehörenden Arten vikarieren, während sie mit den im gleichen Gebiet verbreiteten Arten der anderen Reihe häufig sympatrisch vorkommen. Da Hyrkanien einen verhältnismäßig schmalen Landstreifen darstellt, reihen sich die Verbreitungsgebiete der Arten beider Reihen wie Glieder einer Kette aneinander (siehe Abb. 5). Demgemäß könnte man annehmen, daß die beiden Reihen jeweils monophyletische Gruppen darstellen. Bei einem Vergleich von Arten der einen Reihe mit solchen der anderen fällt jedoch auf, daß diese in der Ausbildung von bestimmten Gehäusemerkmalen mehr übereinstimmen als mit Arten der gleichen Reihe. Diese Übereinstimmungen sind gerade bei solchen Arten der beiden Reihen zu finden, die im gleichen oder benachbarten Verbreitungsgebiet vorkommen (Abb. 5). So ähnelt *E. t. talyschana* in der Ausbildung von Gehäusespitze und Clausiliar *E. gastron* n.sp., die im gleichen Gebiet vorkommt. *E. achrafensis* n.sp. stimmt in der Ausbildung von Nacken und Clausiliar weitgehend mit *E. mazanderanica* überein, deren Verbreitungsgebiet sich im W an das der *achrafensis* anschließt. *E. lessonae* besitzt eine ähnliche Clausiliumplatte wie *E. forcarti* n.sp., deren Verbreitungsgebiet im E von dem der *lessonae* liegt. Es stellt sich demnach die Frage, ob die beiden Reihen tatsächlich monophyletische Gruppen

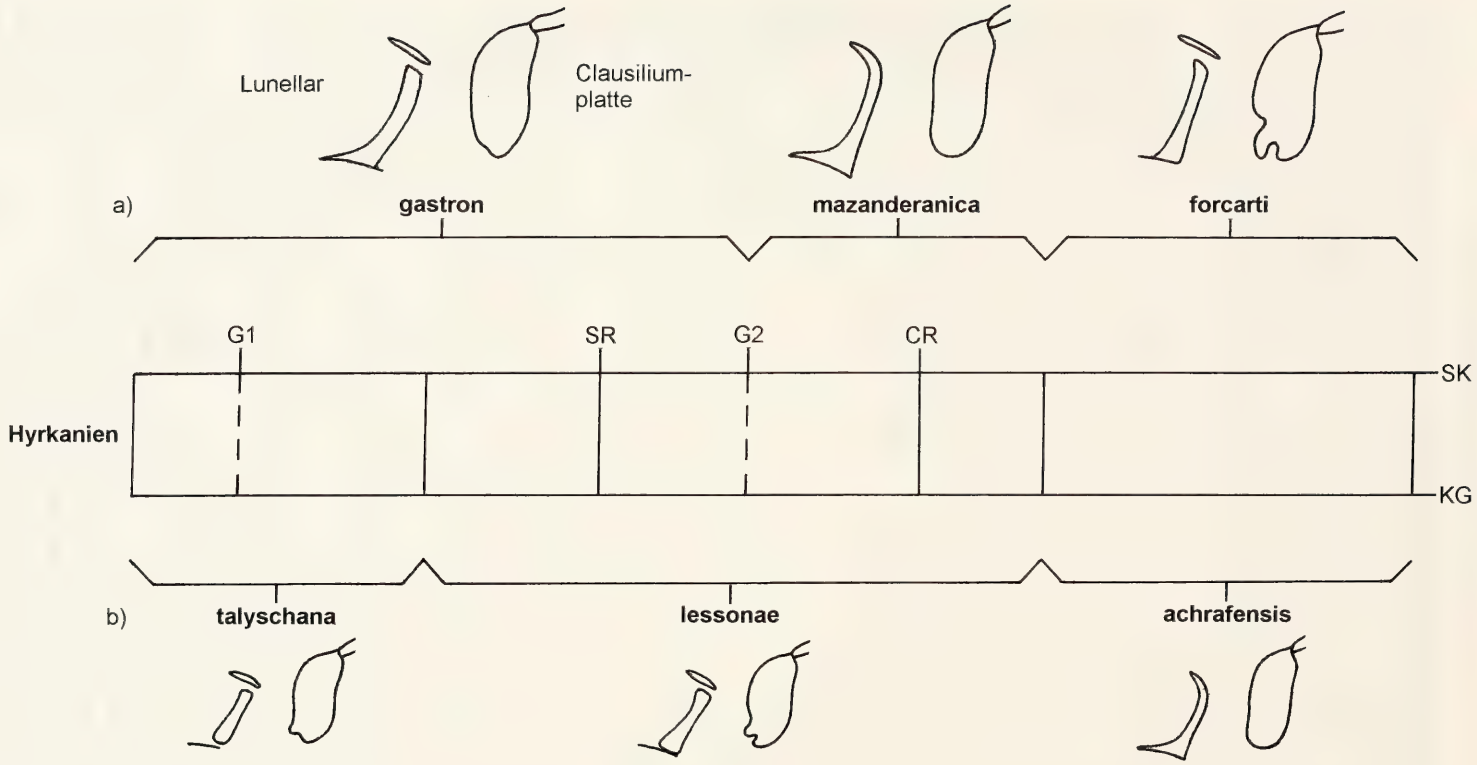


Abb. 5. Vergleichende Darstellung der Verbreitungsgebiete (schematisiert) und der kennzeichnenden Merkmale des Clausiliars (Vergrößerung etwa 6fach) der hyrkanischen *Euxina*-Arten. – a) Große Arten, b) kleine Arten. – *Abkürzungen*: *CR* = Tal des Chālūs Rūd, *G1* = Staatsgrenze zwischen Aserbaidschan und Iran, *G2* = Provinzgrenze zwischen Gīlān und Māzandarān, *KG* = Gebirgskamm, *SK* = Südküste des Kaspischen Meeres, *SR* = Tal des Sefīd Rūd.

darstellen, die genannten Übereinstimmungen also durch Parallelevolution entstanden sind, oder ob die übereinstimmenden Arten zu monophyletischen Gruppen gehören, die nicht den Reihen entsprechen. Auch für eine Beantwortung dieser Frage sind weitere Untersuchungen der Arten, besonders ihres Genitalapparats, erforderlich.

8. Literatur

BIGGS, H. E. J. (1931): Description of a new *Clausilia* from Persia. – J. Conch., Lond., **19** (6): 164; London.

BOETTGER, O. (1886): Die Binnenmollusken des Talysch-Gebietes. – *In*: G. RADDE: Die Fauna und Flora des südwestlichen Caspi-Gebietes: 257–350, Taf. 2–3; Leipzig (Brockhaus).

FORCART, L. (1935): Die Mollusken der nordpersischen Provinz Masenderan und ihre tiergeographische Bedeutung. – Arch. Naturg. (NF), **4** (3): 404–447; Leipzig.

GERMAIN, L. (1918): Mollusques terrestres et fluviatiles de l'Asie Antérieure. 7e Note. Sur les collections malacologiques réunies par M. J. DE MORGAN pendant ses voyages en Asie Antérieure. – Bull. Mus. natn. Hist. nat., **1917** (7): 530–532; Paris.

– (1933): Mollusques terrestres et fluviatiles de l'Asie Antérieure. – Bull. Mus. natn. Hist. nat., (2) **5** (5): 389–392; Paris.

– (1936): Mollusques terrestres et fluviatiles d'Asie Mineure. – *In*: Voyage zoologique d'HENRI GADEAU DE KERVILLE en Asie Mineure (avril-mai 1912), **1**, 2: 492 S., 16 Taf.; Paris.

GITTENBERGER, E. & H. PIEPER (1984): Eine neue *Pagodulina*-Unterart aus dem Iran (Pulmonata: Orculidae). – Arch. Molluskenk., **114** (4/6): 183–188; Frankfurt a. M.

ISSEL, A. (1865): Catalogo dei Molluschi raccolti dalla Missione Italiana in Persia agguntavi la Descrizione delle Spezie nuove e poco note. – Memorie r. Accad. Sci. Torino (Cl. Fis. Mat. Nat., 2), **23** [1866]: 387–439, 3 Taf. [1865: sep.]; Torino.

LIKHAREV, I. M. (1962): Klauziliidy (Clausiliidae). – *In*: Fauna SSSR, Molljuski, **3** (4): 317 S., Moskau & Leningrad.

LIKHAREV, I. M. & E. S. RAMMELMEIER (1952): Nazemnye molljuski fauny SSSR. – Opred Faune SSSR, **43**: 512 S.; Moskau & Leningrad.

NEUBERT, E. (1993): Systematik der Unterfamilie Clausiliinae (Mollusca, Gastropoda, Clausiliidae) unter besonderer Berücksichtigung der Mentissoideinae sensu Nordsieck, 1979. – Diss. Techn. Hochsch. Darmstadt: 135 S., 12 Taf.; Darmstadt.

NORDSIECK, H. (1975): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XVI. Zur Kenntnis der Mentissoideinae und kaukasischen Baleinae. – Arch. Molluskenk., **106** (1/3): 81–107, 2 Taf., Frankfurt a. M.

– (1978): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XX. Die rezenten Arten der Serrulininae und der Gattung *Caspiophaedusa*. – Arch. Molluskenk., **109** (1/3): 91–101, 1 Taf.; Frankfurt a. M.

– (1979): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XXI. Das System der Clausilien, II: Die rezenten europäischen Clausilien. – Arch. Molluskenk., **109** (4/6): 249–275; Frankfurt a. M.

– (1981): Fossile Clausilien, VI. Die posteozänen tertiären Clausilien Mittel- und West-Europas. – Arch. Molluskenk., **111** (1/3): 97–114; Frankfurt a. M.

– (1984): Ergänzungen zum System der rezenten europäischen Clausilien, I (Gastropoda: Clausiliidae). – Arch. Molluskenk., **114** (4/6): 213–216; Frankfurt a. M.

– (1993): Türkische Clausiliidae, I: Neue Arttaxa des Genus *Albinaria* Vest in Süd-Anatolien (Gastropoda: Stylommatophora). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A), Nr. 499: 31 S., 6 Taf.; Stuttgart.

– (1994): Türkische Clausiliidae, II: Neue Taxa der Unterfamilien Serrulininae und Mentissoideinae in Anatolien (Gastropoda: Stylommatophora). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A), Nr. 513: 36 S., 6 Taf.; Stuttgart.

RIEDEL, A. (1966): Zonitidae (excl. Daudebardiinae) der Kaukasusländer (Gastropoda). – Annls zool., Warszawa, **24** (1): 1–303, Taf. 1–6; Warszawa.

STARMÜHLNER, F. & AE. EDLAUER (1957): Ergebnisse der Österreichischen Iran-Expedition 1949/50. Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna des Iran. – Sber. Akad. Wiss. Wien (math.-nat. Kl., Abt. 1), **166** (9/10): 435–494, 3 Taf.; Wien.

SZEKERES, M. I. (1970): Zur Clausilienfauna von Iran und der Türkei. – Arch. Molluskenk., **100** (5/6): 267–269; Frankfurt a. M.

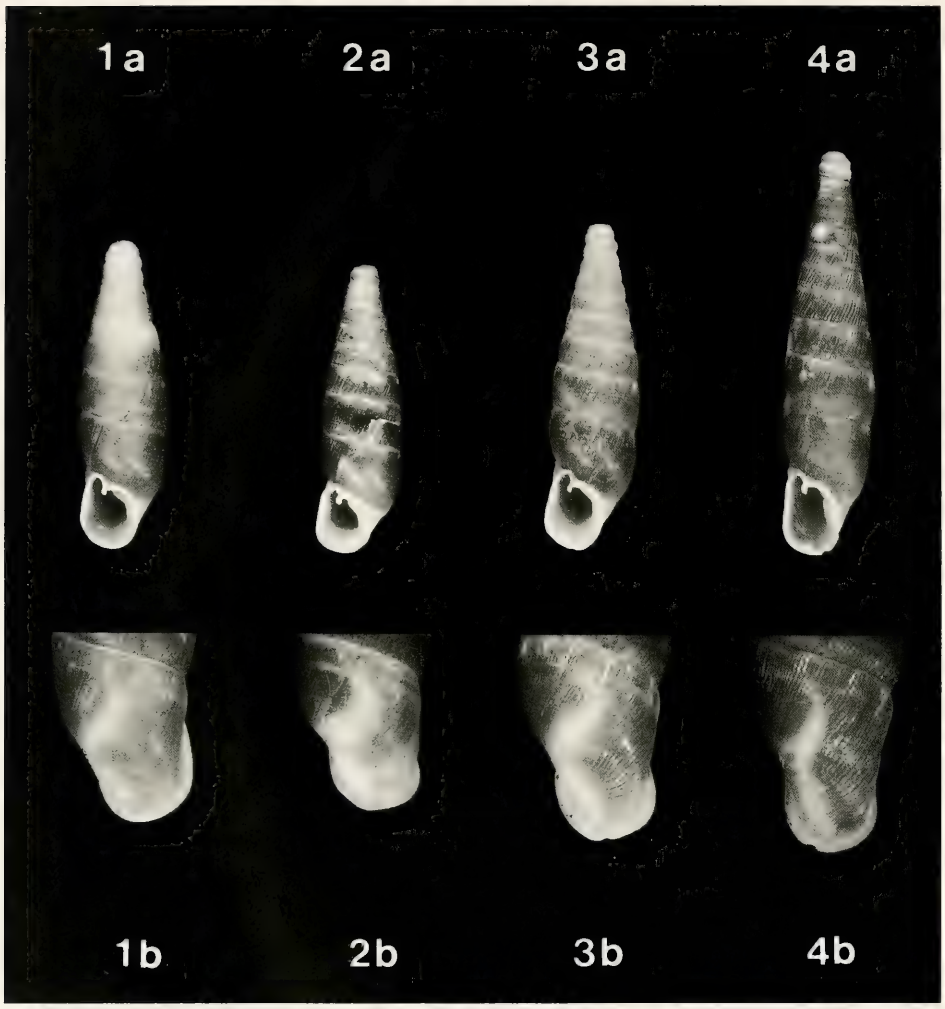
ZILCH, A. (1978): Die Typen und Typoide des Natur-Museums Senckenberg, 59: Mollusca: Triptychiidae und Clausiliidae (Nachträge zu Teil 12). – Arch. Molluskenk., **108** (4/6): 267–298; Frankfurt a. M.

Anschrift des Verfassers:

HARTMUT NORDSIECK, Postfach 3544, D-78024 Villingen-Schwenningen.

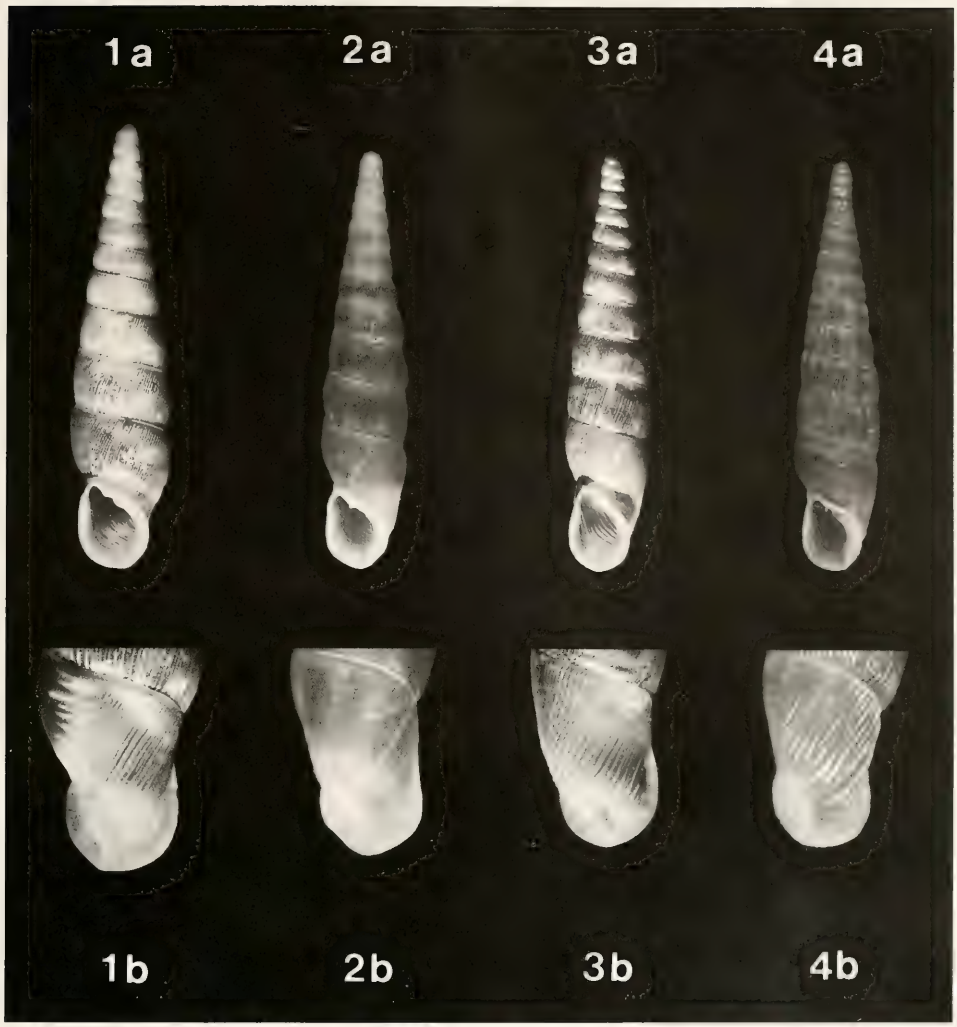
Tafel 1

Fig. 1 a, b. *Euxina gastron* n. sp.; Tchalmeh roud (1600 m über NN), J. de Morgan (Holotypus MNP). – **Fig. 2 a, b.** *E. mazanderanica* H. Nordsieck 1994; Laté-Khonion (840 m über NN), J. de Morgan (Holotypus MNP). – **Fig. 3 a, b.** *E. forcarti* n. sp.; Sari, J. de Morgan (Holotypus MNP). – Maßstab: a) Gehäuse 3:1, b) Nacken 5:1. – Photo: S. Hof (SMF).



Tafel 2

Fig. 1 a, b. *Euxina talyschana talyschana* Likharev 1962; Gendj-Khâné (2380 m über NN), J. de Morgan (MNPM 48). – **Fig. 2 a, b.** *E. talyschana astarana* n. subsp.; Kachpi (0 m über NN), J. de Morgan (Holotypus MNP). – **Fig. 3 a, b.** *E. lessonae* (Issel 1865); Serd-âb-é-Bâlá (900 m über NN), J. de Morgan (MNPM 1177). – **Fig. 4 a, b.** *E. achrafensis* n. sp.; Amol, J. de Morgan (Holotypus MNP). – Maßstab: a) Gehäuse 3:1, b) Nacken 5:1. – Photo: S. Hof (SMF).



Tafel 3

Fig. 1 a, b. *Likharevia gustavi* (O. Boettger 1880); Lenkorân, J. de Morgan (MNPM 26). – **Fig. 2 a, b.** *L. gilanensis gilanensis* n. subsp.; Siah Khâni (1980 m über NN), J. de Morgan (Holotypus MNP). – **Fig. 3 a, b.** *L. gilanensis gilanensis* >< *g. costulata*; Hézar Sona (1840 m über NN), J. de Morgan (MNPM 1310). – **Fig. 4 a, b.** *L. gilanensis costulata* n. subsp.; Gendj-Khâné (2380 m über NN), J. de Morgan (Holotypus MNP). – Maßstab: a) Gehäuse 3:1, b) Nacken 5:1. – Photo: Fig. 1, 3 R. Harling (SMNS), Fig. 2, 4 S. Hof (SMF).

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QH
5
932
1H

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 528	18 S.	Stuttgart, 31. 7. 1995

Die Schlangen des Comoé-Nationalparks, Elfenbeinküste (Reptilia: Squamata: Serpentes)

The Snakes of the Comoé National Park, Ivory Coast (Reptilia: Squamata: Serpentes)

Von Mark-Oliver Rödel, Karsten Grabow (Würzburg), Christoph Böckheler (Stuttgart) & Dieter Mahsberg (Würzburg)

Mit 2 Abbildungen

Summary

Faunistic and biological data on the snakes of the Comoé National Park, north-eastern Ivory Coast/West Africa, collected over a period of 4 years, are reported. In an area of 60 km² in the southern edge of the Park (bush-tree savanna, gallery forests and island forests) we found 37 snake species. Four species are new records for the Ivory Coast (*Typhlops congestus liberiensis, Leptotyphlops* spec., *Polemon neuwiedi* and *Pseudohaje nigra*). A comparison of our study area with other localities in tropical West Africa shows that the snake fauna of the Comoé National Park is especially rich.

Zusammenfassung

Über 4 Jahre wurden im Comoé-Nationalpark im Nordosten der westafrikanischen Republik Elfenbeinküste Beobachtungen zur Faunistik und Biologie der Schlangen gesammelt. Für ein die Busch-Baum-Savanne sowie Insel- und Galeriewälder umfassendes 60 km² großes Gebiet im Süden des Nationlparks wurden 37 Schlangenarten nachgewiesen, von denen vier Spezies für die Elfenbeinküste bislang nicht bekannt waren (*Typhlops congestus liberiensis, Leptotyphlops* spec., *Polemon neuwiedi* und *Pseudohaje nigra*). Im Vergleich mit Schlangenzönosen anderer Regionen Westafrikas weist die kleinräumig hohe Artenvielfalt des von uns untersuchten Ausschnittes den Comoé-Nationalpark als einen Lebensraum mit besonders reicher Schlangenfauna aus.

Sommaire

Nous rapportons la distribution des espèces et des observations biologiques sur la faune des serpents du Parc National de la Comoé/République de Côte d'Ivoire, Afrique de l'Ouest au cours de 4 aus. Dans un territoire de 60 km² au sud du parc (savane, forêts-galéries et îlots forestiers) on avait trouvé 37 espèces de serpents, dont quatre ne sont pas encore connues pour la Côte d'Ivoire (*Typhlops congestus liberiensis, Leptotyphlops* spec., *Polemon neuwiedi* et *Pseudohaje nigra*).

La communauté des serpents de la localité examinée est comparée avec celle d'autres régions en Afrique de l'Ouest tropicale. Il est montré que la faune des serpents au Parc national de la Comoé est d'une richesse specialement grande.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Untersuchungsgebiet 2
3. Material und Methoden 3
4. Arten 3
4.1. Typhlopidae 3
4.2. Leptotyphlopidae 4
4.3. Pythonidae 4
4.4. Colubridae 5
4.5. Viperidae 11
4.6. Causidae 11
4.7. Atractaspididae 12
4.8. Elapidae 12
5. Vergleich mit anderen Schlangenzönosen Westafrikas 14
6. Danksagung 15
7. Literatur 15

1. Einleitung

Zur Schlangenfauna der Elfenbeinküste liegen umfassendere Bearbeitungen bisher nur aus drei Regionen vor, und zwar aus Adiopodoumé an der Küste sowie aus Daloa und Lamto in der südlichen Guinea-Savanne, wenig nördlich der natürlichen Grenze der westafrikanischen Regenwaldzone (Doucet 1963a, b, Roux-Esteve 1969). Bei Doucet (1963a, b) sind zusätzlich einzelne Funde aus nördlichen Landesteilen zusammengestellt. Für das größte Schutzgebiet Westafrikas, den an den Grenzen zu Burkina Faso und Ghana liegenden Comoé-Nationalpark, existieren bislang nur zwei sehr unvollständige Artenlisten (FGU-Kronberg 1979, Mühlenberg & Steinhauer 1981), in denen nur 10 Schlangenarten erwähnt werden. Wir hielten uns zwischen 1990 bis 1994 sowohl in der Trocken- als auch in der Regenzeit für insgesamt 20 Monate im Comoé-Nationalpark auf. Wir stellen im folgenden die nach unseren Beobachtungen äußerst vielfältige Schlangenfauna dieses Gebietes vor.

2. Untersuchungsgebiet

Der 11 500 km² große Comoé-Nationalpark liegt im Nordosten der Elfenbeinküste zwischen 8°5′ – 9°6′N und 3°1′ – 4°4′W und läßt sich aufgrund von Klima und Vegetation der Guinea-Savanne zuordnen (FGU-Kronberg 1979, Mühlenberg & Steinhauer 1981, Porembski 1991). Das von uns näher untersuchte, etwa 60 km² große Gebiet liegt in der Südwestecke des Parks. Einige zusätzliche Beobachtungsdaten stammen aus Kafolo im Norden.

Im Süden des Comoé-Nationalparks ist die Busch-Baum-Savanne mit mosaikartig eingestreuten Inselwäldern landschaftsprägend. Die Flußufer sind mit unterschiedlich breiten Galeriewäldern bewachsen, die insbesondere im Bereich des Iringou, des größten Nebenflusses des Comoé, viele Regenwaldarten aufweisen (Porembski 1991).

Klimatisch ist das Gebiet durch ausgeprägte Regen- und Trockenzeiten gekennzeichnet, deren Beginn von Jahr zu Jahr variieren kann. In der etwa von April bis Oktober dauernden Regenzeit fallen zwischen 1100 und 1700 mm Niederschlag, wobei das Maximum meist im August/September liegt und der Juli gewöhnlich der trockenste Monat der Regenzeit ist. In der Regenzeit entstehen in der Savanne viele, meist flache Gewässer. Während der von November bis März dauernden Tockenzeit mit durchschnittlich weniger als 50 mm Niederschlag (FGU-Kronberg 1979) führen lediglich die Flüsse Wasser.

3. Material und Methoden

Alle vorgestellten Daten zur Schlangenfauna sind das Ergebnis von Zufallsbeobachtungen. Sichtbeobachtungen an Gewässern, auf Pisten und im Galeriewald dürften überrepräsentiert sein. Einige Schlangen wurden von Kollegen bei Grabungen an Termitenhügeln (J. Korb, Würzburg) oder Ameisennestern (U. Braun, Würzburg) gefangen. Bei Nachtexkursionen an Gewässern wurde die Uferregion sowie der Strauch- und Baumbestand am Gewässerrand regelmäßig auf Schlangen abgesucht. Diese machten dort häufig Jagd auf die zahlreich vorhandenen Frösche.

Mit Ausnahme der Gattung *Dendroaspis* versuchten wir, alle entdeckten Tiere zur sicheren Determination zu fangen. Schlangen der Gattungen *Psammophis* und *Philothamnus* beobachteten wir weit häufiger als angegeben, fingen jedoch nicht alle Tiere. Die Fangmethoden richteten sich nach der jeweiligen Situation. Am häufigsten wurden die Schlangen durch schnelles Zugreifen am Körper festgehalten. Auf den ersten Blick unbekannte Arten wurden auch manchmal mit dem Stiefel vorsichtig auf die Erde gedrückt, bis sie gefahrlos hinter dem Kopf gegriffen werden konnten. Vor allem in unübersichtlichem Gelände war das Fangen oft so schwierig, daß nur ca. 70% aller Fangversuche erfolgreich waren.

Alle Exemplare wurden nach Villiers (1975) und Meirte (1992) unter Berücksichtigung von Broadley (1966a, b, 1968, 1977, 1992a), Broadley & Watson (1976), Golay (1985), Hughes (1985), Laurent (1945, 1964, 1968), Loveridge (1939, 1940, 1944, 1958), Roux-Esteve (1974) und Witte & Laurent (1947) bestimmt. Bei der nachfolgend verwendeten Nomenklatur beziehen wir uns, wenn nicht anders vermerkt, auf Meirte (1992). Tot aufgefundene Exemplare sowie Belegexemplare einiger weiterer Schlangenarten wurden konserviert und sind im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (*SMNS*) hinterlegt. Das Sammlungsmaterial umfaßt neben von uns erbeuteten Tieren auch von K. Kouadio (Kakpin) im Untersuchungsgebiet gesammelte Schlangen ohne genaue Habitat- und Datumsangaben (alle Frühjahr 1994). Mit Ausnahme von *Pseudohaje nigra* und *Dendroaspis viridis* wurden alle Arten auch fotografisch dokumentiert.

Die Angaben zu den einzelnen Arten beinhalten neben dem Beobachtungsdatum Beschreibungen des jeweiligen Lebensraums sowie – falls vorhanden – detailliertere Hinweise zur Biologie. Unter Freilandbedingungen für einige Zeit in Gefangenschaft gehaltene Schlangen lieferten Informationen zum artspezifischen Beutespektrum. Angaben zur Pholidose oder zu Färbungsmerkmalen machen wir nur, wenn sie von den oben zur Determination genannten Arbeiten abweichen. Unsere eigenen Daten ergänzen wir stellenweise durch Angaben aus dem Bericht der FGU-Kronberg (1979) sowie aus Mühlenberg & Steinhauer (1981).

4. Arten

4.1. Typhlopidae

Typhlops congestus liberiensis (Hallowell, 1848)

SMNS 8452 1–3; 4. 6. 92, 3. 93, 6. 5. 93, 10. 5. 93.

Diese Blindschlange wird bei Laurent (1964), Roux-Esteve (1974) und Villiers (1975) als Unterart von *T. punctatus* geführt (vergleiche auch Hughes & Barry 1969). Wir übernehmen hier die Zuordnung von Meirte (1992) zu *T. congestus*. Während die Bestimmung mit Laurent (1964), Villiers (1975) und Meirte (1992) aufgrund der Kopfbeschilderung sowie der Zeichnung zu dieser Unterart führt, widersprechen sich Roux-Esteve (1974) und Laurent (1964), was die Position des Supraoculare anbelangt. Die Spitze dieses Schildes liegt bei allen unseren Exemplaren zwischen Präoculare und Oculare. Miles et alii (1978) fanden im Senegal drei *T. punctatus*, deren Merkmale zwischen *punctatus* und *liberiensis* lagen. *T. c. liberiensis* wird auf den Verbreitungskarten bei Laurent (1964) und Roux-Esteve (1974) für den Regenwaldgürtel angegeben, *T. punctatus* gilt hingegen als Savannen-

art (LAURENT 1964, ROUX-ESTEVE 1974, VILLIERS 1975). Unsere 4 Exemplare fanden wir im Galeriewald, davon drei auf dem Waldboden, eines in einem Termitenhügel.

4.2. Leptotyphlopidae

Leptotyphlops bicolor (Jan, 1860)

SMNS 8453 1–2; 26. 6. 92, 10. 7. 92.

Im Übergang vom Galeriewald zur Savanne gruben wir zwei Tiere in 10 und 15 cm Tiefe aus. Eines davon fanden wir bei der Stinkameise *Paltothyreus tarsatus* (Formicoidea: Ponerinae). Die Schlangen maßen 15 und 17,2 cm und lagen damit über den von ROUX-ESTEVE (1969) angegebenen Maximalgrößen aus Lamto, Elfenbeinküste. Wie einige Tiere von ROUX-ESTEVE (1969) waren auch unsere Schlangen einfarbig braun. In Ghana bewohnt diese Schlankblindschlange alle Vegetationszonen (LESTON & HUGHES 1968, HUGHES 1988).

Leptotyphlops spec.

SMNS 8454 1–5; 15. 8. 92, 2. 9. 92, 18. 4. 93, 31. 8. 94, 4. 9. 94.

Die Bestimmung dieser Tiere erwies sich als problematisch. Der Schlüssel von VILLIERS (1975) führt zu *L. narirostis*, wobei die Kopfbeschilderung aber nicht der Beschreibung und den dazugehörigen Abbildungen entspricht. Mit den Schlüsseln von MEIRTE (1992) und BROADLEY & WATSON (1976) kommt man zu *L. longicaudus*; die Kopfbeschilderung stimmt gut mit den angegebenen Schlüsselmerkmalen MEIRTES (1992) und den Angaben und Abbildungen aus BROADLEY & WATSON (1976) und BROADLEY (1983) überein. Die Schwanzlänge der fünf 8,5 bis 12,6 cm messenden Tiere ist zwischen 5,7 und 8 mal in der Gesamtkörperlänge enthalten. Die relative Schwanzlänge nimmt dabei mit zunehmender Größe ab. Die Exemplare haben weniger als 34 Subcaudale und deutlich weniger als 265 Dorsalschilder. Die Dorsalseite ist braun bis dunkel fleischfarben, die Ventralseite ist unpigmentiert.

Da ein Nachweis von *L. longicaudus* in Westafrika für eine beträchtliche Erweiterung des Gesamtareals sprechen würde (BROADLEY & WATSON 1976, WELCH 1982, BROADLEY 1988), sollte die Artzugehörigkeit dieser Schlangen nochmals überprüft werden. Mit der publizierten Literatur ist eine sichere Bestimmung allerdings nicht möglich. Eventuell handelt es sich um eine unbeschriebene Art.

Zwei Exemplare fanden wir nachts in der Savanne auf und neben einem Hügel der Termite *Macrotermes bellicosus*. Eine Schlankblindschlange fiel in eine Lauffalle am Rande eines Savannentümpels, zwei Tiere fanden wir auf dem Galeriewaldboden.

4.3. Pythonidae

Calabaria reinhardti (Schlegel, 1848)

Ein Exemplar fingen wir am 27. 10. 90, als es einen Hügel von *Macrotermes bellicosus* im Galeriewald verließ. In Liberia fanden BRISCOE (1949) und BÖHME (1975) die Art auf laubbedecktem Waldboden, in Kamerun in einem Galeriewald in der Guinea-Savanne. In Ghana lebt *Calabaria* im Regenwald (HUGHES 1988).

Python regius (Shaw, 1802)

Der Königspython wird im FGU-Kornberg-Bericht (1979) und von MÜHLENBERG & STEINHAUER (1981) für den Comoé-Park angegeben. Unsere eigenen Nachforschungen führten allerdings erst 1994 zum Ziel, als wir am 14. 5. auf einer Piste in der Savanne ein 1,10 m großes Weibchen entdeckten. Das Tier hatte gut verheilte Narben auf der Dorsalseite, die von einem Greifvogel herrühren könnten. Die Schlange rollte sich bei Störung zu einer Kugel zusammen – ein Abwehrverhalten, das ihr den englischen Namen "ball snake" einbrachte und das schon oft beschrieben und abgebildet wurde (zum Beispiel HOOGMOED 1980). Bemerkenswert lang war die Suche dieses Weibchens nach einem geeigneten Versteck: nachdem das Tier bereits mehrere Höhlen inspiziert und wieder verlassen hatte, verschwand es erst nach einer dreiviertel Stunde endgültig in einem etwa 5 cm weiten Spalt auf einer Bauminsel. VILLIERS (1975) vermutet, daß diese Riesenschlange Verstecke nach ihrer Sicherheit vor Treiberameisenüberfällen auswählt. Nach VILLIERS ist der Königspython in der Sudanzone überall verbreitet (cf. MENZIES 1966, ROUX-ESTEVE 1969, BUTLER & REID 1986, HUGHES 1988).

Python sebae (Gmelin, 1788)

1. 5. 91, 29. 4. 92, 22. 5. 92, 19. 6. 92, 1. 9. 94 (Freilandbeobachtungen).

Drei der fünf Felsenpythons entdeckten wir in der Savanne. Die mit 4,27 m längsten Schlange lag tot in einem größeren Savannengewässer. Das bereits stark in Verwesung übergegangene Tier war mit nicht näher bestimmten Pentastomiden befallen. Bißwunden waren keine zu entdecken. Ein Jungtier fanden wir am 19. 6. 92 nachts nur wenige Meter vom gleichen Gewässer entfernt. Ein 1,20 m langes Exemplar fingen wir tags im Flachwasser des Comoé, eines von ca. 3,30 m fanden wir tags aktiv im hohen Gras. Eine knapp 3 m lange Riesenschlange beobachteten wir am 1. 9. 94 auf einer Bauminsel in einem großen Galeriewaldgewässer beim Sonnen. CANSDALE (1948) betont die Bindung von *P. sebae* an Wasser, nach BRANCH (1988) bevorzugt sie offene Savannen. Die Exemplare aus Lamto stammen dagegen alle aus dem Galeriewald (ROUX-ESTEVE 1969). In Westafrika soll diese Riesenschlange von der Sudan- bis in die Waldzone verbreitet sein (VILLIERS 1975, BUTLER & REID 1986, HUGHES 1988, GRUSCHWITZ et alii 1991).

4.4. Colubridae

Philothamnus heterodermus (Hallowell, 1857)

Ein Weibchen von *P. heterodermus* fingen wir Ende März 1993 im Galeriewald (SMNS 8455). Die Natter kommt in Ghana nur im Wald und in der Küstenregion vor (HUGHES 1985, 1988). Wälder nennen auch MENZIES (1966), VILLIERS (1975) und BUTLER & REID (1986) als Habitat.

Philothamnus irregularis (Leach, 1819)

SMNS 8456; 10. 5. 92, 17. 5. 92, 19. 5. 92, 2 Ex., 22. 5. 92, 2 Ex., 19. 6. 92, 24. 6. 92, 27. 6. 92, 8. 7. 92, 13. 7. 92, 24. 8. 92, 26. 8. 92, 3. 93, 24. 4. 93, 6. 5. 93, 4 Ex., 7. 5. 93.

Von den 20 beobachteten Schlangen fingen wir 6 in der Savanne und 14 im Galeriewald (cf. ROUX-ESTEVE 1969). Während die Tiere meist tagsüber oft meterhoch in den Bäumen des Waldes gefunden wurden, entdeckten wir sie in der Savanne über-

wiegend nachts in niedrigem Gebüsch am Rande von Tümpeln bei der Jagd auf Frösche (cf. Broadley 1957, Isemonger 1962, Hughes 1985). Nach Loveridge (1958) und Broadley (1971) ist *P. irregularis* eher in Wassernähe zu finden als die folgende Art. Menzies (1966) bestreitet dies für Sierra Leone. Gruschwitz et alii (1991) fanden die Art in Gambia nur im Galeriewald und betonen ihr Fehlen in der Savanne ausdrücklich, während sie in Ghana alle Habitate mit Ausnahme des Regenwaldes zu bewohnen scheint (Hughes 1985, 1988). Jogers (1982) Fundorte liegen in der Sudansavanne und in submontanen Grasländern. Ein Jungtier beobachteten wir am 6. 5. 93. Bedroht drohen die Schlangen mit geöffnetem Maul. Ein von Broadley (1957) beschriebenes, vertikales Abflachen des Halses konnten wir nicht beobachten.

Philothamnus semivariegatus (Smith, 1847)

SMNS 8457 1–2; 23. 5. 91, 26. 4. 92, 18. 6. 92, Frühjahr '94.

Von den vier Tieren fingen wir zwei in der Savanne (eines am Rande eines Tümpels), die anderen im Galeriewald. Die tagsaktive, arboricole und reptilophage Art gilt als Savannen- und Waldrandbewohner (Loveridge 1958, Menzies 1966, Roux-Esteve 1969, Fitz Simons 1970, Versey-Fitz Gerald 1975, Böhme 1978, Broadley 1983, Hughes 1985, Branch 1988, Hughes 1988).

Dromophis praeornatus (Schlegel, 1837)

SMNS 8458 1–2; 29. 6. 92, Frühjahr '94.

Diese Art fanden wir am 29. 6. 92 tagsüber in der offenen Baumsavanne (cf. Hughes & Barry 1969). In Gefangenschaft nahm die Schlange ausnahmslos Skinke und Agamen an, Mäuse und Frösche wurden dagegen nicht gefressen. Für das Jungtier liegt keine Datums- und Habitatangabe vor.

Psammophis elegans (Shaw, 1802)

SMNS 8459 1–3; 22. 4. 93, 28. 4. 93, 2. 5. 93, 4. 5. 93, 14. 5. 93, 23. 6. 93, Frühjahr '94, 26. 8. 94, 1. 9. 94, 6. 9. 94, 9. 9. 94.

Wir fanden diese auffällige, ausschließlich tagaktive und auch auf der Flucht leicht zu identifizierende Natter 1993 nur zwischen April und Juni, also zu Beginn der Regenzeit. 1994 beobachteten wir einige Schlangen im August und September. Davor hatte es im Gegensatz zum vorigen Jahr kaum geregnet. Gruschwitz et alii (1991) fanden die Art in Gambia bevorzugt in der Trockenzeit. Einzelne Individuen konnten wir sowohl in der Savanne (Roux-Esteve 1969), wo wir ein Tier beim Sonnenbaden auf einem Termitenhügel überraschten, als auch im Galeriewald nachweisen (cf. Hughes 1988). Fünfmal beobachteten wir diese schnellen Schlangen bei der Jagd auf *Agama agama*, sowohl auf Jungtiere als auch auf Adulte. Die Echsen waren drei bis fünf Minuten nach dem Zubiß der Schlangen regungslos. Agamen als Beute geben auch Loveridge (1940), Böhme (1987) und Joger (1981) an. Böhme (1978) fand außerdem einen gefressenen Webervogel, Spawls (1980) fütterte seine *P. elegans* mit Geckos. Sein größtes Exemplar maß 130 cm. SMNS 8459-2 mißt 117, 8459-3 141 cm. Wir beobachteten jedoch noch größere Tiere.

Die Bestimmung der beiden folgenden Arten war nicht immer eindeutig (zur Problematik der Gattung *Psammophis* vergleiche zum Beispiel Loveridge 1940, Broadley 1966b, 1977, Leston & Hughes 1968, Hughes & Barry 1969, Roux-Esteve 1969, Böhme 1978, Joger 1981, 1982, Spawls 1983, Schätti 1986, Böhme

1987). Was Pholidose-Merkmale betrifft, trafen auf die untersuchten Exemplare die Merkmale beider Arten zu. Die Artzuordnung erfolgte deshalb nach der Zeichnung.

Psammophis cf. *phillipsii* (Hallowell, 1844)

Ein ganz schwarz gefärbtes Jungtier fingen wir am 17. 4. 92 in der Savanne (SMNS 8460). Ein adultes Exemplar entdeckten wir am 6. 5. 93 nachts im Gebüsch am Rande eines Savannengewässers. Die früher als Waldart betrachtete Schlange (LOVERIDGE 1940, VILLIERS 1975) lebt nach HUGHES & BARRY (1969), BROADLEY (1977, 1983), BÖHME (1978), JOGER (1982), BRANCH (1988), HUGHES (1988) und GRUSCHWITZ et alii (1991) auch in feuchten Savannen, Grasländern, Sümpfen und Galeriewäldern. HOOGMOED (1980) fand sie in Ghana häufig in der Nähe von Siedlungen (cf. BUTLER & REID 1986).

Psammophis cf. *sibilans* (Linnaeus, 1785)

11. 4. 92, 26. 5. 92, 17. 6. 92, 3. 7. 92, 22. 8. 92, 15. 4. 93, 6. 5. 93, 5. 94 (Freilandbeobachtungen).

Beide Sammlungsexemplare sind Jungtiere. SMNS 8461-1 (11. 4. 92), hat eine ungezeichnete gelbe Ventralseite, 146 Ventrale und 100 Subcaudale. SMNS 8461-2 besitzt schwarze Flecken am Rand der weißen Ventral- und Subcaudalschilder. An die vorderen Sublingualia grenzen nur 4 Sublabialia (vergleiche aber BÖHME 1978, JOGER 1982). Alle beobachteten Sandrennattern fanden wir in der Savanne, bis auf zwei, alle nachts in der Nähe von Gewässern. In Gefangenschaft wurden bereitwillig verschiedenste Frösche gefressen (cf. LOVERIDGE 1940). Das größte beobachtete Tier maß etwa 1 m. Jungtiere fanden wir am 11. 4. 92 und 15. 4. 93. Die Schlangen befanden sich bei der Jagd sowohl am Boden als auch im niedrigen Gestrüpp an Tümpelrändern. *P. sibilans* scheint in Ghana außer im Regenwald weit verbreitet zu sein (HUGHES 1988).

Dispholidus typus (Smith, 1829)

Herbst 1990, 25. 4. 93, 18. 6. 93 (Freilandbeobachtungen).

Alle drei Tiere beobachteten wir tagsüber im Galeriewald. Im selben Habitat beobachteten sie GRUSCHWITZ et alii (1991). Im April 1990 wurden wir durch die Haßrufe von Glanzstaren auf ein durchgängig braunes Exemplar aufmerksam, das am Galeriewaldrand in etwa 6 Meter Höhe in der Krone eines *Cynometra megalophylla* lag. In Südafrika bewohnt die Boomslang eher Busch- und Savannenregionen (FITZ SIMONS 1970, BROADLEY 1971, BRANCH 1988). Ähnliches gibt HUGHES (1988) für Ghana an.

Telescopus variegatus (Reinhardt, 1843)

Nach VILLIERS (1975) ist die Artzugehörigkeit eindeutig, nach MEIRTE (1992) läge unser Exemplar zwischen den Merkmalen von *T. variegatus* und *T. obtusus*. SMNS 8462 besitzt 8 Supralabiale, 11 Infralabiale, 72 Subcaudale; 2 Labiale grenzen ans Auge und 17–19 Schilder umgeben die Körpermitte. Das einzige Tier fingen wir am 24. 4. 92 nachts in der Savanne. JOGER (1982) fand die Art in Kamerun im Gebirge und in der Sudansavanne.

Crotaphopeltis hotamboeia (Laurenti, 1768)

SMNS 8463 1–6; 9. 4. 91, 21. 4. 92, 9. 7. 92, 1. 8. 92, 2. 8. 92, 3 Ex., 6. 5. 93, 16. 6. 93.

Bis auf zwei adulte Weißlippennattern aus dem Galeriewald fingen wir alle Tiere am Rande von Tümpeln in der Savanne oder am Fluß (siehe Roux-Esteve 1969, Butler & Reid 1986, Hughes 1988). Die meisten der rein nachtaktiven Schlangen fanden wir am Boden, einige wenige jagten in Sträuchern nach Fröschen (cf. Isemonger 1962, Versey-Fitz Gerald 1975). Daneben wurden auch Kaulquappen und Fische angenommen. Menzies (1966) beschreibt ausschließlich Kröten als Nahrung (siehe Broadley 1992b). Trotz dieser offensichtlichen Bindung an Wasser wird die Art von Barbault (1981) nicht aufgeführt. Beim Verzehr eines Frosches fraß eine adulte *Crotaphopeltis* ein am anderen Ende verbissenes Jungtier mit. Dieses wurde wieder ausgewürgt und überlebte. Alle Tiere nahmen in gereiztem Zustand die schon oft beschriebene und abgebildete Drohposition mit angehobenen und S-förmig eingekrümmtem Vorderkörper und dreieckig-viperähnlichem Kopf ein (Isemonger 1962, Sapwell 1969, Fitz Simons 1970, Versey-Fitz Gerald 1975, Broadley 1983), um dann gezielt zuzubeißen.

Ein am 21. 4. 92 am Fluß gefangenes Weibchen legte am 18. 5. sieben zusammenhaftende Eier an ein Rindenstück im Terrarium, wo sie unverändert belassen wurden. Am 18. 7. 92 erwiesen sich fünf der ca. 20 x 9 mm großen Eier als unbefruchtet oder abgestorben. Ein noch nicht fertig entwickeltes Jungtier hatte einen Dottersack von 1,5 cm Durchmesser. Aus dem siebten Ei schlüpfte am 23. 7. eine 12,7 cm lange und 0,9 g schwere Jungschlange. Drei weitere frisch geschlüpfte Jungtiere fanden wir am 2. 8. 92 am Rande eines Tümpels im Gebüsch. Als Gelegegröße geben Versey-Fitz Gerald (1975) 12 und Zug (1987) 6 Eier an. Broadley (1983) berichtet von 6–12 Eiern pro Gelege mit Maßen von 27–35 x 8–12 mm und stimmt damit weitgehend mit Branch (1988) überein. Trotz der von Broadley (1983) angegebenen größeren Eier waren dessen Schlüpflinge mit 8 cm Länge deutlich kleiner als die bei uns geborene Jungschlange. Fitz Simons (1970) berichtet von Schlupfgrößen von 10 cm, seine nach 61 bis 64 Tagen geschlüpften Jungschlangen maßen jedoch 13 bis 18 cm.

Bei keiner Jungschlange konnten Kiele auf den Rückenschildern festgestellt werden, was nach den Angaben von Roman (1974, 1980) für *C. acarina* sprechen würde. Die aus Ghana beschriebene *C. acarina* Roman, 1974, ist ein Synonym von *C. hippocrepis* (Rasmussen 1985, Böhme & Schneider 1987). Unsere Jungschlangen waren kontrastreich weiß gesprenkelt und nicht, wie bei Joger (1982) für *C. acarina* abgebildet, einfarbig braun oder braun mit gelben Nackenflecken. Auch die Adulten aus dem Comoé-Nationalpark wiesen die typische Zeichnung von *C. hotamboeia* auf (Roman 1974). Bei ihnen waren im hinteren Körperdrittel wenige gekielte Schuppen zu finden. Mit 34 bis 41 hatten diese Schlangen weniger Subcaudalia als die glattschuppigen *C. hippocrepis* (Roman 1974, Rasmussen 1985, Broadley 1992b, vergleiche aber Broadley 1992c).

Meizodon coronatus (Schlegel, 1837)

SMNS 8747; Frühjahr '91, 31. 8. 94.

Eine adulte Schlange beobachteten wir 1991 tagsüber in der Savanne. Das Jungtier vom 31. 8. fingen wir tagsüber am Rand eines Savannengewässers. Hughes & Barry (1969), Roux-Esteve (1969), Barbault (1971), Villiers (1975) und Hughes (1988) geben sie für Savannen an.

Grayia smithii (Leach, 1818)

Wir beobachteten nur einmal, am 18. 6. 92, eine Schlange dieser Art, und zwar tags am Rande eines großen Savannengewässers.

Prosymna meleagris (Reinhardt, 1843)

SMNS 8464 1–2; 27. 4. 92, August '93, 13. 5. 94.

Alle Exemplare fanden wir im Galeriewald. Ein Tier kam tagsüber aus einem Nest der Stinkameise *Paltothyreus tarsatus* (Ponerinae). Das größte Tier maß 21 cm. Für diese und andere Arten der Gattung *Prosymna* werden kleine Echsen und insbesondere Reptilieneier als Nahrung angegeben (Cansdale 1948, Broadley 1979). In Ghana und Lamto ist *P. meleagris* aus der Savanne und dem Kulturland bekannt (Hughes & Barry 1969, Roux-Esteve 1969, Hughes 1988). Hoogmoed (1980) fand sie in Ghana häufig in der Nähe von Siedlungen.

Boaedon fuliginosus (Boie, 1827)

SMNS 8465; 17. 7. 92, 3. 93.

Die beiden Exemplare stammen aus dem Galeriewald und aus der Savanne. Nach Broadley (1971), Villiers (1975), Hughes (1988) und Gruschwitz et alii (1991) soll es sich um eine Savannenart handeln. Dunger (1971b) fand sie sowohl auf Waldlichtungen als auch in offenem Gelände. Die von uns gefangenen Hausschlangen konnten wir mit den Schlüsseln bei Villiers (1975) und Meirte (1992) eindeutig *B. fuliginosus* und *B. lineatus* zuordnen. Roux-Esteve & Guibe (1964, 1965) betrachten *B. lineatus* als Synonym von *B. fuliginosus*. Thorpe & McCarthy (1978) zeigten jedoch, daß beiden Formen in Westafrika valide Arten darstellen.

Boaedon lineatus Duméril & Bibron, 1854

SMNS 8466; 1991, 5. 4. 92, 4. 9. 94.

Ein Tier wurde 1991 von Braun in der Savanne bei Kafolo am Nordrand des Parks gesammelt (SMNS 8466). Ein weiteres Tier fingen wir am 5. 4. 92 im Galeriewald. Dieses Exemplar hatte eine runde und eine schlitzförmige Pupille. Im selben Habitat fanden wir ein Jungtier in einem Termitenhügel. In Nigeria und Ghana ist die Art in einer Vielzahl von Lebensräumen anzutreffen (Dunger 1971b, Hughes 1988).

Natriciteres olivacea (Peters, 1854)

SMNS 8467 fingen wir am 8. 4. 92 unter einem Stein am Rande eines Tümpels in der Savanne. Das Tier fraß in Gefangenschaft bereitwillig Frösche. Habitat und Nahrungsspektrum stimmen mit den Angaben von Broadley (1966a), Blackwell (1967), Roux-Esteve (1969), Fitz Simons (1970), Broadley (1971, 1983), Dunger (1972), Branch (1988) und Hughes (1988) überein.

Natriciteres variegata (Peters, 1861)

SMNS 8468 (Abb. 1) entdeckten wir am 24. 6. 92 unter einem Baumstamm am Rande eines großen Tümpels im Iringou-Galeriewald. Das Tier fraß in Gefangenschaft sowohl Frösche als auch Kaulquappen (cf. Leston & Hughes 1968, Dunger

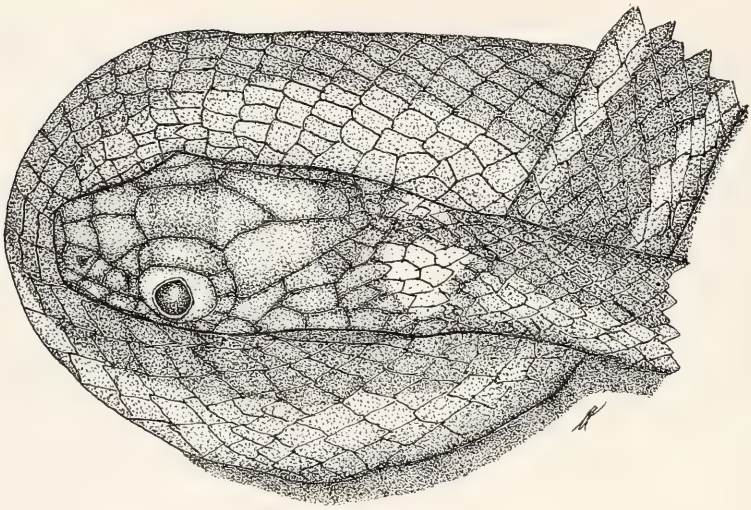


Abb. 1. *Natriciteres variegata* ist eine der Schlangenarten, die ihr eigentliches Verbreitungsgebiet in den Regenwäldern, über die Galeriewälder bis weit in die Savannenzone ausdehnen konnten.

1972, Broadley 1992b). Die Art bevorzugt Wälder (Broadley 1966a, Menzies 1966, Blackwell 1967, Hughes & Barry 1969, Broadley 1971, 1983, Dunger 1972, Branch 1988, Hughes 1988). Roux-Esteve (1969) fand sie in Lamto jedoch auch in der Savanne.

Lycophidion irroratum (Leach, 1829)

SMNS 8469 1–2; 17. 5. 92, 9. 7. 92, 18. 8. 94.

Alle drei Tiere fingen wir nachts im Galeriewald. Menzies (1966), Blackwell (1967), Hughes & Barry (1969) und Hughes (1988) geben sie für Sierra Leone, Nigeria und Ghana als Waldart an. In Lamto lebt sie nach Roux-Esteve (1969) im Wald und in der Savanne. SMNS 8469-2 zeigte ein für die Art noch nicht beschriebenes Abwehr- und Fluchtverhalten. Nach dem Fang verbarg die Schlange ihren Kopf unter dem in Schlingen gelegten Körper. Gleichzeitig wurde der Schwanz nach oben gestellt. Dabei waren die Subcaudalia zu sehen. Nach wenigen Sekunden bis zu einigen Minuten schnellte sich die zum Ballen verknäulte Schlange urplötzlich nach vorne. Dabei war das vordere Körperdrittel in eine Schlinge gelegt. Der Kopf konnte nach vorne oder nach hinten schauen. Danach versuchte sich die Schlange durch bis zu 20 cm lange Sprünge mit dem bananenförmig gespannten Körper in Sicherheit zu bringen. Alle Verhaltensweisen konnten von uns mehrfach an verschiedenen Tagen ausgelöst werden.

Lycophidion semicinctum Duméril & Bibron, 1854

SMNS 8470; 8471; 11. 6. 92, 8. 7. 92; März '93 (Jungtier).

SMNS 8470 fingen wir am 11. 6. 92 nachts am Rande eines Gewässers in Kafolo, die beiden anderen Tiere im Galeriewald am Südrand des Parks. Gruschwitz et alii (1991) fanden ihre Exemplare ebenfalls im Galeriewald. Hoogmoed (1980) beob-

achtete die Art in Ghana häufig in der Nähe von Siedlungen. MENZIES (1966), HUGHES & BARRY (1969) und HUGHES (1988) beschreiben *L. semicinctum* eher als Savannenbewohner. Gefangene Schlangen fraßen ausschließlich Echsen; Mäuse und Frösche wurden verweigert.

Gonionotophis grantii (Günther, 1858)

SMNS 8472; 23. 5. 92, 23. 4. 93.

Beide Tiere fingen wir nachts in der Savanne in der Nähe eines Gewässers am Boden. Die Art wird auch von HUGHES & BARRY (1969) und DUNGER (1971a) für die Savanne angegeben. Nach HUGHES (1988) kommt sie allerdings nur im Küstendickicht Ghanas vor. ROUX-ESTEVE (1969) gibt als Beute einen *Hyperolius* an. Auch unsere Schlangen fraßen Frösche.

Dasypeltis scabra (Linnaeus, 1758)

Bislang konnten wir diese Schlange für den Comoé-Park nicht nachweisen. Ein totes Tier (SMNS 8473) fanden wir allerdings auf gleicher geographischer Höhe im etwa 80 km entfernten Dabakala in einem mit dem Nationalpark vergleichbaren Habitat. Nach BRANCH (1988) meidet die Eierschlange nur Wüsten und Regenwälder.

4.5. Viperidae

Bitis arietans (Merrem, 1820)

27. 11. 90, 19. 6. 91, 3. 8. 91, 25. 8. 91, 2. 1. 92, 3. 1. 92, 25. 1. 92, 27. 4. 92, 14. 5. 92, 23. 5. 92, 19. 6. 92, 11. 8. 92, 28. 4. 93, 12. 5. 93, 17. 5. 93, 7. 5. 94, 31. 8. 94, 10. 10. 94 (Freilandbeobachtungen).

Von 18 Puffottern fanden wir nur zwei im Galeriewald, alle anderen in der Savanne, was mit Literaturangaben zur Habitatspräferenz dieser Viper übereinstimmt (FITZ SIMONS 1970, VILLIERS 1975, BROADLEY 1983, CLOUDSLEY-THOMPSON 1988, HUGHES 1988). BÖHME (1978) gibt an, daß die Art im Senegal während der Trockenzeit ästiviert. In der Trockenzeit wurden zwei der vier am Tag entdeckten Exemplare sowie das einzige Jungtier (3. 1. 92) gefunden. Die Puffotter ästiviert damit im Comoé-Park ebensowenig wie im Abuko-Reservat in Gambia (GRUSCHWITZ et alii 1991). Eine mögliche Verlagerung der Aktivitätszeit zum Tag hin könnte mit den in der Trockenzeit nachts teils unter 10°C fallenden Temperaturen zusammenhängen. Eine Puffotter fanden wir am 3. 8. 91 tagsüber in einer Pfütze badend. Die eingetrocknete Haut eines überfahrenen Tieres maß, ohne Kopf, 135 cm (cf. CANSDALE 1955, 1961, BÖHME 1988, LENZ 1994).

4.6. Causidae

Causus maculatus (Hallowell, 1842)

SMNS 8474 1–5; 8. 5. 90, 21. 8. 92, 12. 6. 93, 3 Exemplare Frühjahr '94.

Ein sehr kontrastreich gezeichnetes Jungtier fanden wir am 21. 8. 92 tot in der Savanne. Eine adulte Schlange fingen wir ebenfalls in der Savanne (21. 8.), eine andere (12. 6.), einfarbig oliv gefärbte fraß im Galeriewald eine *Bufo maculatus* (vergleiche LESTON & HUGHES 1968, MILES et alii 1978). *C. maculatus* soll im Wald und

in der Savanne vorkommen (LESTON & HUGHES 1968, ROUX-ESTEVE 1969, JOGER 1981, 1982, BUTLER & REID 1986, SCHÄTTI 1986, HUGHES 1988). Das von CANSDALE (1948) geschilderte aggressive Verhalten mit sofortigem Zubeißen ohne vorherige Provokation können wir bestätigen. Die von FGU-Kronberg (1979) und MÜHLENBERG & STEINHAUER (1981) gemeldete *C. rhombeatus* ist nach MEIRTE (1992) ein Synonym von *C. maculatus* (siehe auch JOGER 1981).

4.7. Atractaspididae

Atractaspis aterrima Günther, 1863

SMNS 8475 1–2; 3. 8. 92, 17. 5. 93.

Ein Jungtier (SMNS 8475-1; 3. 8. 92) lag tot im Galeriewald, eine adulte Erdviper fingen wir nachts in der Savanne. Sie würgte einen toten, nicht mehr bestimmbaren Skink und eine Ameisenkönigin aus. HUGHES & BARRY (1969) und SCHÄTTI (1986) bezeichnen sie als Waldart. Nach BÖHME (1978) kann sie „gerade noch in den Guinea-Waldresten existieren".

Amblyodipsas unicolor (Reinhardt, 1843)

Ein Exemplar (SMNS 8476-1) kroch am 7. 7. 92 nachts über eine Piste in der Savanne. Die Schlange wies Merkmale von *A. u. unicolor* und *A. u. fea* (Boulenger 1906) auf. Sie hatte 6 Labialia, 24 Paar Subcaudalia und 197 Ventralia sowie 15 Schuppenreihen um die Körpermitte (cf. LOVERIDGE 1944, WITTE & LAURENT 1947, VILLIERS 1975). Da *A. u. fea* nur von der Typuslokalität in Guinea Bissau bekannt wurde, wäre deren Validität zu überprüfen. Das zweite Tier (SMNS 8476-2) fingen wir tagsüber im Galeriewald (5. 10. 94). Es hatte ebenfalls 6 Labialia, 22 Paar Subcaudalia, 199 Ventralia und 17 Schuppenreihen um die Körpermitte. ISEMONGER (1962) gibt subterran lebende Reptilien als Beute an. Wie dieser beobachteten auch wir als Abwehrverhalten ein ruckartiges Hin- und Herschnellen des ganzen Körpers. In Ghana scheint diese Erdviper außer im Regenwald in sämtlichen Vegetationszonen verbreitet zu sein (HUGHES 1988).

Polemon neuwiedi (Jan, 1858)

SMNS 8477; 8. 6. 92, 31. 8. 92.

Beide Schlangen fingen wir nachts im Galeriewald. Die Arten dieser Gattung ernähren sich von Amphisbaenen, *Typhlops*- und *Leptotyphlops*-Arten (VILLIERS 1975, HUGHES 1978). Nach HUGHES & BARRY (1969) lebt sie in der Savanne, meidet diese jedoch in Ghana (HUGHES 1988).

4.8. Elapidae

Naja melanoleuca Hallowell, 1857

SMNS 8478 1–2; 26. 5. 92, 25. 8. 92, 28. 8. 92, 9. 5. 93, Frühjahr '94, 25. 8. 94, 23. 9. 94.

Nach CANSDALE (1948), ISEMONGER (1962), MENZIES (1966), BROADLEY (1968, 1983), BUTLER (1985) und GOLAY (1985) ist *N. melanoleuca* eine Schlange der Wälder oder ehemals bewaldeter Regionen, die entlang der Galeriewälder auch bis in die Savanne vorstößt (HUGHES 1988). GRUSCHWITZ et alii (1991) fanden sie nur im

dichten Galeriewald. JOGER (1982) beschreibt aber auch Tiere aus der Sahelsavanne Kameruns. Diese Kobra soll wasserliebend sein (ROMAN 1980, BRANCH 1988). Ein größeres Exemplar mit leicht rosafarbener Zeichnung wurde 1992 und 1993 öfters im Galeriewald am Comoé beobachtet. 1994 fingen wir an gleicher Stelle eine sehr dunkel gefärbte 1,5 m lange Kobra. Jungtiere beobachteten wir hier sowohl 1992 als auch am 25. 8. 1994. Das Jungtier von 1992 entdeckten wir 2 m hoch im Geäst eines Baumes. Die Jungschlange von 1994 flüchtete sich in den Fluß, wo sie ca. 8 Minuten untergetaucht blieb, ehe sie sich dem Ufer wieder langsam schwimmend näherte. Am 9. 5. 93 überraschten wir morgens eine ca. 1,5 m lange Kobra in der Savanne beim Töten einer adulten *Bufo regularis* (vergleiche CANSDALE 1948, ISEMONGER 1962). Die Schlange flüchtete in einen Termitenhügel. Die Kröte wies Bißwunden auf dem Rücken auf und starb völlig steif und verkrampft nach einer halben Stunde.

Naja nigricollis Reinhardt, 1843

Diese Kobra konnte von uns noch nicht im Comoé-Nationalpark nachgewiesen werden. MÜHLENBERG & STEINHAUER (1981) geben sie jedoch in ihrer Liste an. LINSENMAIR (mündl. Mitt.) beobachtete eine Speikobra wenige Kilometer vom Park entfernt auf der Piste. Nach FITZ SIMONS (1970) bevorzugt die Art feuchte Savannen. GRUSCHWITZ et alii (1991) betonen dagegen eine Präferenz für die trockene Baumsavanne. Nach VILLIERS (1975) kommt *N. nigricollis* auch im Wald vor, ist dort aber weniger häufig. MENZIES (1966) weist darauf hin, daß die beiden westafrikanischen *Naja*-Arten an verschiedenen Lokalitäten unterschiedliche Habitatansprüche haben (siehe auch BUTLER & REID 1986, HUGHES 1988).

Pseudohaje nigra Günther, 1858

Auf diese Kobra stießen wir am 22. 5. 92 tagsüber im Galeriewald des Iringou. Die Art ist auf Waldregionen beschränkt (MENZIES 1966, HUGHES 1976, HUGHES 1988).

Elapsoidea semiannulata Barboza du Bocage, 1882

SMNS 8479 1–3; 13. 4. 92, 4. 6. 92 sowie ein Tier ohne Funddatum.

Zwei Tiere fingen wir im Galeriewald, das dritte Tier entdeckten wir nachts auf einer Piste in der Savanne. ROUX-ESTEVE (1969) und HUGHES (1988) nennen die Art nur für die Savannenzone. Gefangene Tiere legten im Terrarium unterirdische Gänge an; sie fraßen nur Frösche. Abweichend von der Zeichnung der bei VILLIERS (1975), ROMAN (1980) und GRUSCHWITZ et alii (1991) abgebildeten Tiere, die durchgängige weiße Banden aufweisen, hatten unsere Exemplare, auch das Jungtier, auf der braunen Dorsalseite 11–13 Körper- und 1–2 Schwanzbanden, die heller braungrau gefärbt und von weißen Streifen eingerahmt waren (Abb. 2). Der zwischen den weißen Streifen liegende Bereich nimmt mit zunehmendem Alter die Färbung der übrigen Dorsalseite an. Diese Schlangen ähneln damit in ihrer Zeichnung eher der bei BROADLEY (1983) und BRANCH (1988) abgebildeten südafrikanischen *E. guentheri*, bei dieser sind die hellen Bänder gleich breit oder breiter als die dazwischenliegenden dunklen Partien. Bei unseren Tieren waren stets die dunklen Bereiche breiter. Die Pholidose-Merkmale entsprachen *E. s. moebiusi*. LOVERIDGE (1944), DOUCET (1963b), HUSELMANS et alii (1971) und HUGHES & BARRY (1969) führen die Schlange als *E. sundevalli güntheri*, *E. güntheri* oder *E. sundevalli*.

Abb. 2. Jungtier von *Elapsoidea semiannulata moebiusi* mit der im Text beschriebenen Zeichnung.

Dendroaspis viridis (Hallowell, 1844)

Mambas beobachteten wir immer an gleicher Stelle an einer Abbruchkante des Galeriewaldes in den Bäumen (cf. Briscoe 1949, Roux-Esteve 1969). Da wir keines der Tiere fangen und damit auch nicht exakt bestimmen konnten, könnte es sich bei unseren Exemplaren auch um *D. jamesonii* handeln. In Ghana scheinen beide Mamba-Arten eher auf die Küstenregionen beschränkt zu sein (Hughes & Barry 1969, Hughes 1988). Mühlenberg & Steinhauer (1981) geben *D. polyplepis* für den Comoé-Park an. Für das Vorkommen von Schwarzen Mambas haben wir bislang auch keine Hinweise finden können.

5. Vergleich mit anderen Schlangenzönosen Westafrikas

Von den 37 für den Comoé-Nationalpark nachgewiesenen oder wahrscheinlich gemachten Arten sind folgende in Doucet (1963a, b) und Roux-Esteve (1969) für die Elfenbeinküste noch nicht aufgeführt: *Typhlops c. liberiensis, Leptotyphlops* spec., *Polemon neuwiedi* und *Pseudohaje nigra*. Zwölf Schlangenarten wurden ausschließlich in der Savanne und sieben nur im Regenwald gefunden. 18 Arten kamen sowohl im Regenwald als auch in der Savanne vor (dabei wurden *P. heterodermus, N. variegatus* und *L. irroratum* hier miteinbezogen, die auch in Savannen bevorzugt in Waldhabitaten vorkamen). Diese Aufteilung des Artenspektrums auf die Habitate Savanne und Wald zeigt sich auch bei anderen Tiergruppen wie Libellen (Grabow in Vorb.), Anuren (Rödel in Vorb.) oder Fühlerkäfern (Kaupp & Rödel in Vorb.): während die Mehrzahl der Arten typische Savannenbewohner sind, stoßen auch Regenwaldarten über die Galeriewälder bis in die Savanne vor. Ein Vergleich mit Daloa und Lamto im Süden der Elfenbeinküste (Doucet 1963a, b, Roux-Esteve 1969) läßt vermuten, daß einige der von dort gemeldeten Savannenarten (zum Bei-

spiel *Eryx muelleri, Dipsadoboa guineensis, Rhamphiophis oxyrhynchus, Dromophis lineatus, Meizodon regularis, Echis carinatus*) im Comoé-Nationalpark bisher nur übersehen worden sind. Zu berücksichtigen ist zudem, daß bislang nur ein sehr kleiner Teil des Parks genauer untersucht worden ist (unser Untersuchungsgebiet umfaßt nur ein Zweihundertstel der Gesamtfläche).

Die Anzahl der von uns für den Comoé-Nationalpark nachgewiesenen Schlangenarten entspricht etwa den Artenzahlen, die von anderen westafrikanischen Savannen- und Regenwaldgebieten bekannt sind. ROUX-ESTEVE (1969) gibt für Adiopodoumé in der Elfenbeinküste 38, für Lamto 39 und für Daloa 25 Arten an. LESTON & HUGHES (1968) fanden in einem ehemaligen Regenwaldgebiet 36 Arten, vermuteten aber noch weitere. HUGHES (in LESTON & HUGHES 1968) wies für ein Savannengebiet bei Accra in Ghana 27 Arten und LOVERIDGE (1956, in LESTON & HUGHES 1968) für ein vergleichbares Habitat im Sudan 25 Arten nach.

In Anbetracht der landschaftlichen, pflanzlichen und klimatischen Vielfalt des Comoé-Nationalparks ist zu erwarten, daß mit den bisher von uns vorgefundenen 37 Schlangenarten die tatsächliche Gesamtartenzahl noch nicht erfaßt ist. Wir vermuten, daß sich nach weiteren, großräumigeren Untersuchungen die Schlangenzönose dieser Region als die für das tropische Westafrika artenreichste erweisen könnte.

6. Danksagung

Unser Dank gilt vor allem Prof. Dr. K. EDUARD LINSENMAYR (Würzburg), der unsere Arbeit in jeder Hinsicht unterstützte. Als Leiter des „Projet Biodiversité" stellte er uns die Infrastruktur des vorwiegend aus Mitteln der Volkswagen-Stiftung finanzierten Forschungscamps im Comoé-Nationalpark zur Verfügung. Zahlreiche wertvolle Beobachtungsdaten verdanken wir der Mithilfe von Kolleginnen und Kollegen aus unserer Arbeitsgruppe. Dr. JAKOB HALLERMANN (Stuttgart) verifizierte die Bestimmung konservierter Tiere. Die Erlaubnis zur Durchführung von Freilandarbeiten an der Elfenbeinküste erteilte uns das "Ministère des Eaux et Forêts de Côte d'Ivoire" in Abidjan.

7. Literatur

BARBAULT, R. (1971): Les peuplements d'ophidiens des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). – Ann. Univ. Abidjan, (Sér. E) **4**: 133–193; Abidjan.

– (1981): Reptiles. – *In*: DURAND, J.-R. & C. LEVEQUE (eds): Flore et faune aquatique de l'afrique sahelo-soudanienne, Tome **2**, Editions de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Oûtre-Mer Collection Initiations, Documentations Techniques, No. 45: 817–826; Paris.

BLACKWELL, K. (1967): A preliminary survey of the reptiles of the Ibadan area. – Brit. J. Herpetol., Lond. **3**: 307–310; London.

BÖHME, W. (1975): Zur Herpetofaunistik Kameruns, mit Beschreibung eines neuen Scinciden. – Bonn. zool. Beitr., **26** (1–3): 2–48; Bonn.

– (1978): Zur Herpetofaunistik des Senegal. – Bonn. zool. Beitr., **29** (4): 359–417; Bonn.

– (1987): Zur Kenntnis von *Psammophis subtaeniatus* Peters, 1882 an seinem nordöstlichen Arealrand (Serpentes: Colubridae: Psammophini). – Salamandra, **23** (2/3): 84–89; Bonn.

BÖHME, W. & B. SCHNEIDER (1987): Zur Herpetofaunistik Kameruns (III) mit Beschreibung einer neuen *Cardioglossa* (Anura: Arthroleptidae). – Bonn. zool. Beitr., **38** (3): 241–263; Bonn.

BRANCH, B. (1988): Field guide to the snakes and other reptiles of southern Africa. – 326 pp.; London (New Holland).

BRISCOE, M. S. (1949): Notes on snakes collected in Liberia. – Copeia, **1949** (1): 16–18; Washington.

BROADLEY, D. G. (1957): Snakes of Southern Rhodesia – 2. The Northern Green Snake *Philothamnus irregularis irregularis* (Leach). – Afr. wild Life, **11**: 53–55; Johannesburg.

– (1966a): A review of the genus *Natriciteres* Loveridge (Serpentes: Colubridae). – Arnoldia, Rhodesia, **2** (35): 1–11; Bulawayo.

– (1966b): A review of the African stripe-bellied sand-snakes of the genus *Psammophis*. – Arnoldia, Rhodesia, **2** (36): 1–9; Bulawayo.

– (1968): A review of the African cobras of the genus *Naja* (Serpentes: Elapinae). – Arnoldia, Rhodesia, **3** (29): 1–14; Bulawayo.

– (1971): The reptiles and amphibians of Zambia. – The Puku, Occ. Papers Dept. of Wildlife, Fisheries and National Parks, Zambia, No. 6, 143 S.; Chilanga.

– (1977: A review of the genus *Psammophis* in southern Africa (Serpentes: Colubridae). – Arnoldia, Rhodesia, **8** (12): 1–29; Bulawayo.

– (1979): Predation on reptile eggs by african snakes of the genus *Prosymna*. – Herpetologica, **35** (4): 338–341; Lawrence.

– (1983): FITZ SIMONS' snakes of southern Africa. – 376 pp.; Johannesburg (Delta).

– (1988): A check list of the reptiles of Zimbabwe, with synoptic keys. – Arnoldia Zimbabwe, **9** (30): 369–430; Bulawayo.

– (1992a): The taxonomy and zoogeography of the genus *Lycophidion* (Serpentes, Colubridae). – J. herpetol. Assoc. Afr., **40**: 30–36; Pretoria.

– (1992b): The herpetofauna of northern Mwinilunga district, northwestern Zambia. – Arnoldia Zimbabwe, **9** (37): 519–538; Bulawayo.

– (1992c): Reptiles and amphibians from the Bazaruto archipelago, Mozambique. – Arnoldia Zimbabwe, **9** (38): 539–548; Bulawayo.

BROADLEY, D. G. & G. WATSON (1976): A revision of the worm snakes of south-eastern Africa (Serpentes: Leptotyphlopidae). – Occ. Pap. natl. Mus. Rhod., (B) **5** (8): 465–510; Bulawayo.

BUTLER, J. A. (1985): Capture au Nigeria d'un naja noir et blanc de grande taille et notes sur les autres najas de l'Ouest Africain. – Notes afr., **176**: 110–111; Dakar.

BUTLER, J. A. & J. REID (1986): Habitat preferences of snakes in the Southern Cross River State, Nigeria. – *In*: ROCEK, Z. (ed.): Studies in herpetology: 483–488; Prag.

CANSDALE, G. S. (1948): Field notes on some Gold Coast snakes. – Niger. Field, **13**: 43–50; London etc.

– (1955): Reptiles of West Africa. – West Africa Series, No. 2, 104 S.; London (Peuguin).

– (1961): West African snakes. – West African Nature Handbooks, 74 S.; Essex (Longman).

CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. (1988): The puff adder (*Bitis arietans*). – Br. Herpetol. Soc. Bull. No. **26**: 23–25; London.

DOUCET, J. (1963a): Les serpentes de la république de Côte d'Ivoire, Ire partie, généralités et serpentes non venimeux. – Acta trop., **20** (3): 201–259; Basel.

– (1963b): Les serpentes de la république de Côte d'Ivoire, IIe partie, serpentes venimeux. – Acta trop., **20** (3): 297–340; Basel.

DUNGER, G. T. (1971a): The snakes of Nigeria, Part 1. – The File snakes of Nigeria. – Niger. Field, **36** (2): 54–71; London etc.

– (1971b): The snakes of Nigeria, Part 2. – The House snakes of Nigeria. – Niger. Field, **36** (4): 151–163; London etc.

– (1972): The snakes of Nigeria, Part 3. – The harmless water and marsh snakes of Nigeria. – Niger. Field, **37** (1): 21–38; London etc.

FGU-Kronberg (1979): Gegenwärtiger Status der Comoé- und Tai-Nationalparks sowie des Azagny-Reservats und Vorschläge zu deren Erhaltung und Entwicklung zur Förderung des Tourismus. – GTZ PN: 73.2085.6, Band **2**: Comoé-Nationalpark, Teil 1: Bestandsaufnahme der ökologischen und biologischen Verhältnisse, 236 S.; Kronberg.

FITZ SIMONS, V. F. M. (1970): A field guide to the snakes of southern Africa. – 221 pp.; London (Collins).

GOLAY, P. (1985): Checklist and keys to the terrestrial proteroglyphs of the world (Serpentes: Elapidae – Hydrophiidae). – Elapsoidea, IX + 91 pp.; Genève.

GRUSCHWITZ, M., S. LENZ & W. BÖHME (1991): Zur Kenntnis der Herpetofauna von Gambia (Westafrika), Teil 2: Schlangen (Reptilia, Serpentes), herpetofaunistische Bewertung. – Herpetofauna, **13** (75): 27–34; Weinstadt.

HOOGMOED, M. S. (1980): Herpetologische waarnemingen in Ghana VII, de slangen. – Lacerta, **38** (9): 88–95; s'Gravenhage.

HUGHES, B. (1976): Zoogeography of West African false cobras (*Pseudohaje* spp.). – Bull. I.F.A.N., (Sér. A) **38** (2): 457–466; Dakar.

– (1978): A rare snake not so rare: *Polemon neuwiedi* in Ghana. – Niger. Field, **43**: 86–88; London etc.

– (1985): Progress on a taxonomic revision of the African green tree snakes (*Philothamnus* spp.). – Proc. intern. Symp. afr. Vertebr.: 511–530; Bonn.

– (1988): Herpetology in Ghana (West Africa). – Brit. Herpetol. Soc. Bull., **25**: 29–38; London.

HUGHES, B. & D. H. BARRY (1969): The snakes of Ghana: a checklist and key. – Bull. I.F.A.N., (Sér. A) **31**: 1004–1041; Dakar.

HUSELMANS, J. L. J., F. DE VREE & E. VAN DER STRAETEN (1971): Contribution à l'herpétologie de la République du Togo. 3. Liste préliminaire des serpentes récoltés par la troisième mission zoologique belge au Togo. – Revue Zool. Bot. afr., **84** (1–2): 47–49; Bruxelles.

ISEMONGER, R. M. (1962): Snakes of Africa, Southern, Central and East. – 236 pp.; Cape Town (Nelson).

JOGER, U. (1981): Zur Herpetofaunistik Westafrikas. – Bonn. zool. Beitr., **32** (3–4): 297–340; Bonn.

– (1982): Zur Herpetofaunistik Kameruns (II). – Bonn. zool. Beitr., **33** (2–4): 313–342; Bonn.

LAURENT, R. (1945): Contribution à la connaissance du genre *Atractaspis* Smith. – Revue Zool. Bot. afr., **38** (3/4): 312–343; Bruxelles.

LAURENT, R. F. (1964): A revision of the *punctatus* group of african *Typhlops* (Reptilia: Serpentes). – Bull. Mus. comp. Zool. Harv. **130** (6): 387–444; Cambridge, Mass.

– (1986): A re-examination of the snake genus *Lycophidion* Duméril and Bibron. – Bull. Mus. comp. Zool. Harv., **136** (12): 461–482; Cambridge, Mass.

LENZ, S. (1994): Beobachtungen zum Paarungsverhalten und zum Parasitenbefall der Puffotter (*Bitis arietans*) in Gambia/Westafrika. – Salamandra, **30** (1): 86–89; Bonn.

LESTON, D. & B. HUGHES (1968): The snakes of Tafo, a forest Cocoafarm locality in Ghana. – Bull. I.F.A.N., (Sér. A) **30**: 737–770; Dakar.

LOVERIDGE, A. (1939): Revision of the African snakes of the genera *Mehelya* & *Gonionotophis*. – Bull. Mus. comp. Zool. Harv., **86**: 131–162; Cambridge, Mass.

– (1940): Revision of the African snakes of the genera *Dromophis* and *Psammophis*. – Bull. Mus. comp. Zool. Harv. **87** (1): 1–70; Cambridge, Mass.

– (1944): Further revision of African snake genera. – Bull. Mus. comp. Zool. Harv., **95** (2): 119–247; Cambridge, Mass.

– (1958): Revision of five African snake genera. – Bull. Mus. comp. Zool. Harv., **119** (1): 1–196; Cambridge, Mass.

MEIRTE, D. (1992): Clés de détermination des serpentes d'Afrique. – Mus. r. Afr. cent., Annales, scienc. zool., **267**, 152 pp.; Tervuren.

MENZIES, J. I. (1966): The snakes of Sierra Leone. – Copeia, **1966** (2): 169–179; Washington.

MILES, M. A., A. G. THOMSON & G. W. WALTERS (1978): Amphibians and reptiles from the vicinity of Boughari, Casamance (Senegal), and the Gambia. – Bull. I.F.A.N., (Sér. A) **40**: 437–456; Dakar.

MÜHLENBERG, M. & B. STEINHAUER (1981): Parc National de la Comoé, Guide touristique. – 45 pp.; Heidelberg (Colordruck).

POREMBSKI, S. (1991): Beiträge zur Pflanzenwelt des Comoé-Nationalparks (Elfenbeinküste). – Natur Mus., Frankf., **121**: 61–83; Frankfurt a. M.

ROMAN, B. (1974): Deux espèces du genre *Crotaphopeltis* (Colubrides opistoglyphes) dans le territoire de Haute-Volta: *Crotaphopeltis hotamboeia* (Laurenti), et *Crotaphopeltis acarina* n. sp. – Not. Doc. voltaiques, **8** (1): 1–13 Ouagadougou.

– (1980): Serpents de Haute-Volta. – 131 pp.; Ouagadougou (C.N.R.S.T.).

RASMUSSEN, J. B. (1985): A new species of *Crotaphopeltis* from East Africa, with remarks on the identity of *Dipsas hippocrepis* Reinhardt, 1843 (Serpentes: Boiginae). – Steenstrupia, **11** (4): 113–129; Copenhagen.

ROUX-ESTEVE, R. (1969): Les serpentes de la région de Lamto (Côte d'Ivoire). – Ann. Univ. Abidjan, (Sér. E) **2** (1): 81–140; Abidjan.

– (1974): Révision systématique des Typhlopidae d'Afrique, Reptilia-Serpentes. – Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris, (Sér. A) **87**, 313 pp.; Paris.

ROUX-ESTEVE, R. & J. GUIBE (1964): Contribution à l'étude du genre *Boaedon* (Serpentes, Colubridae). – Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, (2. Sér.) **36** (6): 761–774; Paris.

–&– (1965): Etude comparée de *Boaedon fuliginosus* (Boie) et *B. lineatus* D. et B. (Ophidiens). – Bull. I.F.A.N., (Sér. A) **27** (1): 397–409; Dakar.

SAPWELL, J. (1970): An unusual defense display by a West African snake, *Crotaphopeltis hotamboeia hotamboeia* (Laurenti). – Herpetologica, **25** (4): 314–315; Lawrence.

SCHÄTTI, B. (1986): Herpetologische Ausbeute einer Sammelreise nach Mali (Amphibia, Reptilia). – Revue suisse Zool., **93** (3): 765–778; Genève.

SPAWLS, S. (1980): Notes on the reproduction of *Psammophis elegans*. – Brit. Herpetol. Soc. Bull., No. 2: 37; London.

– (1983): A new *Psammophis* from northern Ghana. – Brit. J. Herpetol., Lond. **6** (8): 311–312; London.

THORPE, R. S. & C. J. MCCARTHY (1978): A preliminary study, using multivariate analysis, of a species complex of African house snakes (*Boaedon fuliginosus*). – J. Zool., **184**: 489–506; London.

VERSEY-FITZ GERALD, D. F. (1975): A guide to the snakes of the Tanzania and Kenya borderlands. – Jl E. Afr. nat. Hist. Soc., No. 149: 1–26; Nairobi.

VILLIERS, A. (1975): Les serpents de l'Ouest Africain. – I.F.A.N., Initiations et études africaines No. 2, 3. Aufl., 195 pp.; Dakar.

WELCH, K. R. G. (1982): Herptology of Africa, a checklist and bibliography of the orders Amphisbaenia, Sauria and Serpentes. – 293 pp.; Malabar (Krieger).

WITTE, G.-F. DE & R. LAURENT (1947): Revision d'un groupe de Colubridae africaines, genres *Calamelaps, Miodon, Aparallactus* et formes affines. – Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg., (2. Sér.) **29**, 134 pp.; Bruxelles.

ZUG, G. R. (1987): Amphibians and reptiles of the Outamba-Kilimi region, Sierra Leone. – J. herpetol. Assoc. Afr., **33**: 1–4; Pretoria.

Anschriften der Verfasser:

Dipl.-Biol. MARK-OLIVER RÖDEL, Dipl.-Biol. KARSTEN GRABOW & Dr. DIETER MAHSBERG, Theodor-Boveri-Institut für Biowissenschaften, Biozentrum, Zoologie III, Am Hubland, D-97074 Würzburg und

Dipl.-Biol. CHRISTOPH BÖCKHELER, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Museum Schloss Rosenstein, D-70191 Stuttgart.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

C.H
5
5932
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 529	8 S.	Stuttgart, 31. 7. 1995

Raja pita, a New Species of Skate from the Arabian/Persian Gulf (Elasmobranchii: Rajiformes)

By Ronald Fricke, Stuttgart and Laith A. J. Al-Hassan, Benghazi

With 2 figures and 1 table

Summary

The skate *Raja pita* **n. sp.**, a member of the subgenus *Raja* (*Okamejei*), is described from shallow waters of the northern Arabian/Persian Gulf. It is characterized by a quadrangular-shaped disc, the snout (preoral) about one-half head length, the preorbital length 15% of total length, the eye diameter smaller than interorbital distance, the spiracle length three-fourths of eye diameter, 46 tooth rows in upper jaw, the distance between the two dorsal fins much smaller than base length of first dorsal fin, a complete row of thorns between level of spiracles and first dorsal fin base, and the dorsal surface with numerous brown spots and short streaks, but without ocelli.

Zusammenfassung

Der Rochen *Raja pita* **n. sp.**, ein Mitglied der Untergattung *Raja* (*Okamejei*), wird aus seichtem Wasser des nördlichen Arabischen/Persischen Golfes beschrieben. Er wird durch die folgenden Merkmale charakterisiert: Körperscheibe nahezu quadratisch, Präorallänge etwa halbe Kopflänge, Präorbitallänge 15% der Totallänge, Augendurchmesser kleiner als Interorbitaldistanz, Spritzlochlänge 3/4 des Augendurchmessers, 46 Zahnreihen im Oberkiefer, Interdorsaldistanz viel kleiner als die Länge der ersten Rückenflossenbasis, eine vollständige Dornenreihe auf der Rückenmitte zwischen dem Hinterrand der Spritzlöcher und dem Beginn der ersten Rückenflosse, und Körperoberseite mit vielen braunen Flecken und kurzen Streifen, aber ohne Augenflecken.

1. Introduction

The family Rajidae is cosmopolitic, living benthic on soft substrates. *Raja* Linnaeus, 1758 sensu strictu is one of the largest genera, comprising several subgenera. Major revisions of Indo-Pacific species were published by Ishiyama (1958, 1967, Japan), Hulley [1986, South Africa, 18 species of *Raja*, none of the subgenus *Raja* (*Okamejei*)], and Last & Stevens [1994: 323–356, Australia, total of 23 species of *Raja* from Australia, 13 species from Indian Ocean side, only a single species of *Raja*

(*Okamejei*): "*Raja* sp. N," Thintail skate, from off Perth to NW Shelf]. The Western North Pacific species of *Raja* were revised by ISHIHARA (1987).

The subgenus *Raja* (*Okamejei*) was first described by ISHIYAMA (1958: 354) for 7 species of Japanese skates. It was characterized by its short snout, numerous rows of thorns on the tail [except *R.* (*O.*) *kenojei*], the less developed electric organ, a specialized clasper structure, and a relatively low number of abdominal vertebrae. MCEACHRAN & FECHHELM (1982) discussed the characteristics and affinities of the subgenus *Raja* (*Okamejei*). They concluded that the subgenus is closest to *Raja* (*Dipturus*), and that there is but a single character distinguishing the two subgenera, the structure of the anterior margin of the anterior neurocranial fontanelle, together with a smaller body size in *Raja* (*Okamejei*).

Rajid fishes of the Indian Ocean were revised by STEHMANN (1976), who recognized 9 valid species. STEHMANN recorded 6 species of the genus *Raja* from the northern Indian Ocean:
R. (*Amblyraja*) *reversa* Lloyd, 1906 (off Beluchistan, 1500 m depth); *R.* (*Dipturus*) *johannisdavisi* Alcock, 1899 (Laccadive Sea, 410–520 m depth); *R.* (*?Okamejei*) *philipi* Lloyd, 1906 (Gulf of Aden, 238 m depth); *R.* (*Okamejei*) *powelli* Alcock, 1898 (Gulf of Aden and off Burma, 123–220 m depth); *R.* (*Rajella*) *annandalei* Weber, 1913 (Indonesia, 397–827 m depth); *R.* (*Rostroraja*) *alba* Lacepède, 1803 (Madagascar, 70–80 m depth). The northern Indian Ocean rajid fauna was considered depauperate, with only two species living in relatively shallow water (subgenus *Okamejei*) while the others were deepwater species. Additional species were recorded by HULLEY [1966: *Raja* (*Raja*) *clavata* Linnaeus, 1758, South Africa and Madagascar]; MCEACHRAN & FECHHELM [1982: *Raja* (*Okamajei*) *heemstrai* McEchran & Fechhelm, 1982, off Kenya, 260 m depth]; MEISSNER (1987: *Raja taaf* Meissner, 1987, Crozet Archipelago, 310–390 m depth); SÉRET [1989: *Raja* (*Dipturus*) *crosnieri* Séret, 1989, Madagascar, 300–850 m depth]. MCEACHRAN & FECHHELM (1982) presented arguments that *Raja* (*Okamejei*) *philipi* is probably a synonym of *Raja* (*Okamejei*) *powelli*. This brings the total number of species of *Raja* known from the Indian Ocean to 9, with 2 species belonging to the subgenus *Raja* (*Okamejei*). None of the species was recorded from a depth shallower than 123 m.

It was a surprising finding when the junior author collected in 1992 a skate from mud bottoms off the short Iraqi coastline in the northern Arabian/Persian Gulf, not living deeper than approximately 15 m. It turned out to represent a new species of the subgenus *Raja* (*Okamejei*), which is described in the present paper.

2. Methods

Methods follow BIGELOW & SCHROEDER (1953) and ISHIYAMA (1958); some lengths have been slightly modified according to MCEACHRAN & FECHHELM (1982). Important standardized lengths are taken as follows:

Total length: Tip of snout to distal tip of tail;
Disc-length: Tip of snout to middle of cloaca;
Disc-width: Distance between lateral angles of pectoral fins;
Tail length: Middle of cloaca to tip of tail;
Head length: Tip of snout to level of 5th gill slits;
Eye diameter: Maximum eye diameter including integument;
Interorbital distance: Minimum distance between orbits.

Other lengths are self-explanatory.

For length ratios, the total length is used as standard unit. The total length is preferred to the disc width for the reasons discussed in STEHMANN (1970: 79).

The holotype of the new species is deposited in the fish collection of the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (*SMNS*).

3. *Raja* (*Okamejei*) pita **new species** (Figs 1, 2)

Holotype: SMNS 14381, female, 461.1 mm TL, Iraq, Fao, 29°54′N 48°25′E, L. A. J. AL-HASSAN, Mar. 1992.

Etymology

"Pita" ist a tasty Arabian bread with brown spots. The new species resembles a pita bread in shape and colouration.

Diagnosis

Disc nearly quadrangular-shaped; snout (preoral) about one-half head length; preorbital length 15% of total length; eye diameter smaller than interorbital distance; spiracle length three-fourths of eye diameter; distance between first gill slits 14% of total length; distance between fifth gill slits 9.4% of total length; tooth rows in upper jaw 46; distance between dorsal fins much smaller than base length of first dorsal fin; a complete row of thorns between level of spiracles and first dorsal fin base; dorsal surface with numerous brown spots and streaks, but without ocelli.

Description

Disc nearly quadrangular-shaped, 0.84 times as long as broad (see Tab. 1). Maximum angle in front of spiracles 85°. Margin of disc first slightly concave, then convex to level of mid-eye, then very slightly concave, then again convex towards outer corners; outer corners narrowly rounded, posterior margins straight or very slightly convex. Axis of greatest width 128% of distance from tip of snout to axil of pectoral fins. Pelvic fins moderately incised, anterior lobe broad, not pointed, anterior margin 49% as long as distance from origin of anterior lobe to posterior extreme of fin. Tail relatively broad basally, moderately depressed, its width at midlength about two-thirds diameter of eye. Tail with lateral fold along ventrolateral surface, running from slightly before midlength to near tip of tail. Length of tail from middle of cloaca to tip 0.99 times distance from tip of snout to middle of cloaca.

Preorbital length 3.6 times as long as orbit. Preoral length 1.8 times internarial distance. Interorbital distance 1.2 times length of orbit. Orbit length 1.5 times as long as spiracle. Upper and lower jaws slightly arched near symphysis. Teeth with pointed cusps near symphysis but with rounded cusps near margin of jaws; teeth in quincunx arrangement.

Distance between first gill slits 1.7 times as great as between nares. Distance between fifth gill slits 1.1 times as great as between nares. Length of first gill slits 1.4 times length of fifth gill slits and 0.3 times mouth width. Second dorsal fin base length 1.2 times first dorsal fin base length; both fins about equal in height and shape. Distance between second dorsal fin base and epichordal caudal fin lobe 4.3 times in second dorsal fin base. Epichordal lobe of caudal fin relatively small, low, base length 2.6 times in second dorsal fin base length.

Upper surface of disc with small scattered denticles all around except for an oval area centrally on each wing, a kidney-shaped area on each side of the snout, an oval

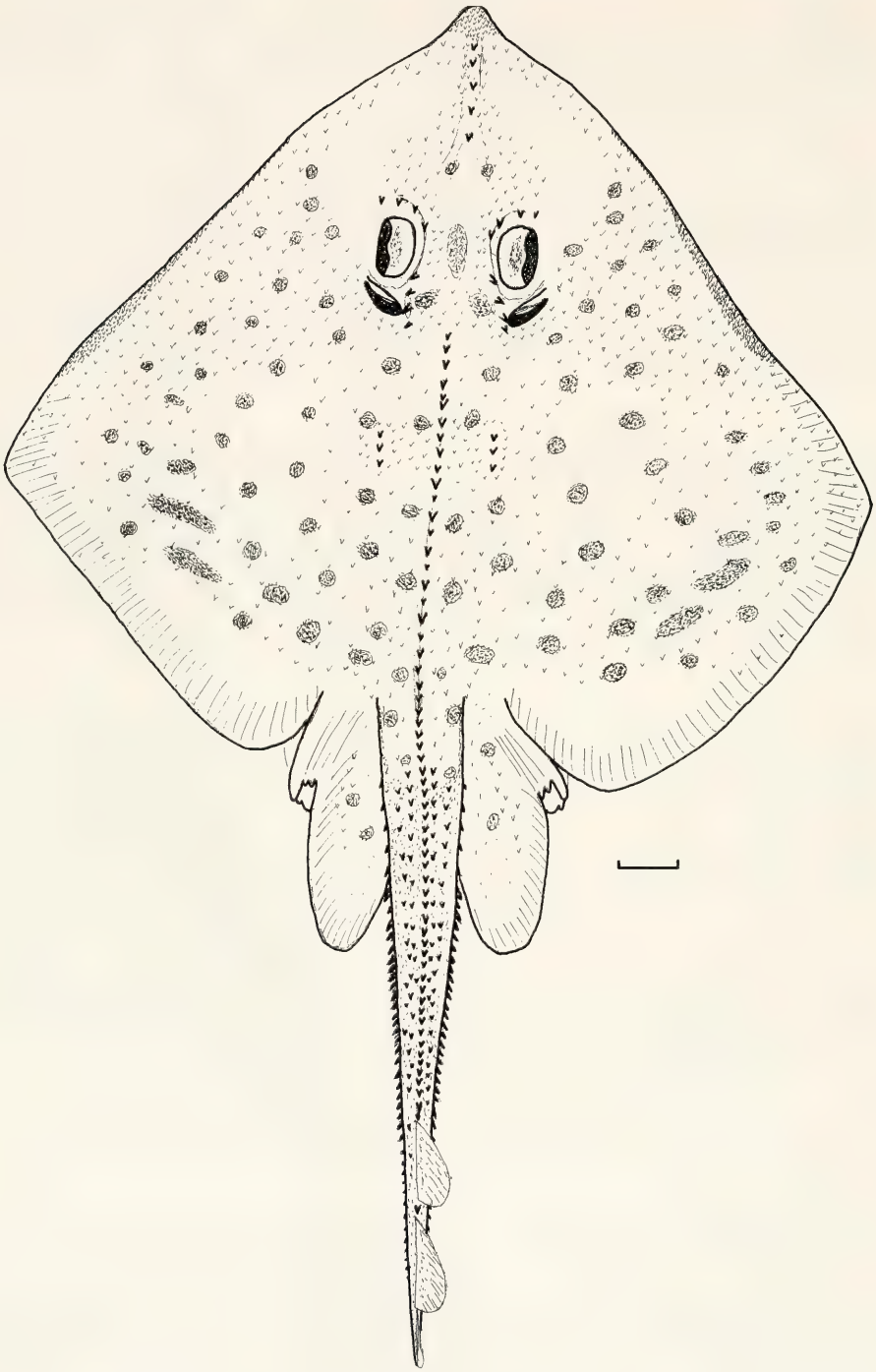


Fig. 1. *Raja* (*Okamejei*) *pita* n.sp.; holotype, SMNS 14381, female, 461.1 mm TL, Fao, Iraq; dorsal view. – Scale indicates 20 mm.

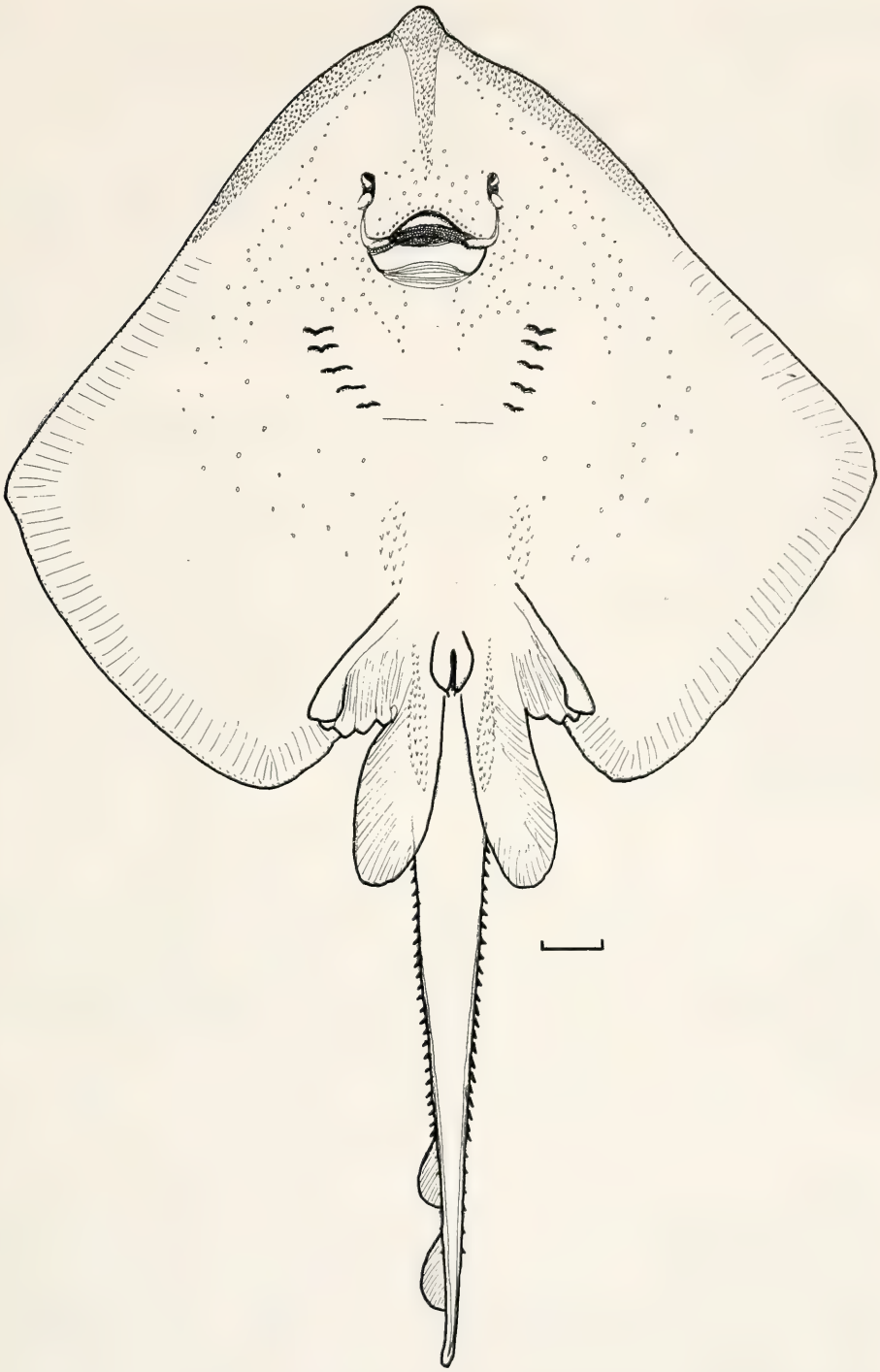


Fig. 2. *Raja* (*Okamejei*) *pita* n.sp.; holotype, SMNS 14381, female, 461.1 mm TL, Fao, Iraq; ventral view. – Scale indicates 20 mm.

area before the eyes, and the posterior margin of the pectoral and pelvic fins. Middle anterior margin of each anterior disc side and tip of snout densely covered with denticles. Ventral side with two oval areas with denticles before axil of pelvic fin, an elongate area with denticles basally on posterior lobes of pelvic fins, and anterior margins of disk and rostrum densely covered with denticles. Ventral side otherwise smooth. Orbit dorsally with 5 thorns; three thorns above dorsal margin of spiracle. Five thorns in a row dorsally on anterior two-thirds of snout. Back with a complete median dorsal row of 31 thorns. Besides this median row, a small group of three thorns on each side of mid-disc. Tail with five rows of thorns dorsally, the median row regular (consisting of 29 thorns), the other four irregular, each two of left and right sides joining into one at midlength of tail. Also two lateral rows of large thorns reaching from level of pelvic notch to level of mid of second dorsal fin base. Total tail thorn rows 7 (posteriorly 5). 1 interdorsal thorn.

Sensory pores on ventral side densely scattered around the mouth and along the pectoral fin bases. No sensory pores on the anterior parts of the snout except for two lateral rows; also no pores between the posterior gill openings and on the belly.

Neurocranium with a relatively short and stout rostral shaft. Rostral appendices flat, relatively short. Propterygia of pectoral girdle extending to two-thirds of length of rostral shaft. Nasal capsules relatively large, oval, set about 10° angle to transverse axis of neurocranium. Interorbital region relatively broad. Preorbital processes poorly developed. Anterior fontanelle elliptical anteriorly. Posterior fontanelle narrow, with slightly concave lateral margins. Jugal arches relatively broad.

Color in alcohol: Body light brown, tail slightly darker; disc and basal area of pelvic fins on dorsal side with irregular dark brown blotches of half size of spiracle. Posterior distal part of pectoral fin with three short dark brown streaks. Dorsal and caudal fins brown. Ventral surface pale brownish.

Distribution

This new species is known only from the type locality at Fao, Iraq in the northernmost corner of the Arabian/Persian Gulf. This is the coolest area of the Gulf, but still has an average winter temperature of 20°C and an average summer temperature of 27°C. The specimen was collected on mud bottom, not deeper than 15 m. The distribution is probably limited to mud bottoms along the Iraqi and part of the Iranian coast of the Gulf, possibly including Kuwaiti waters.

Relationships

Raja pita n.sp., is characterized as a member of the subgenus *Raja* (*Okamejei*) by the distinct anterior margin of the anterior neurocranial fontanelle, the small body size, the few abdominal vertebrae, and the snout length about twice in head length.

The new species differs from the other two species in the Indian Ocean, *R. powelli* and *R. heemstrai*, which were found at depths of 123–260 m, in the shorter and less pointed snout, the lacking ocelli, the dorsal side more heavily armed with thorns and denticles (total thorns on disc 58 in *R. pita*, 9–17 in *R. powelli*, 11 in *R. heemstrai*), the single interdorsal thorn in *R. pita* (*R. powelli*: 5–6 interdorsal thorns; *R. heemstrai*: 2 interdorsal thorns), the much smaller space between the dorsal fins, and a number of proportional differences (see Tab. 1). *Raja pita* is the only species of the family Rajidae found in the Arabian/Persian Gulf.

Tab. 1. Proportional measurements and meristic values of the three northern Indian Ocean species of *Raja (Okamejei)*. Values for *Raja heemstrai* and *R. powelli* from McEachran & Fechhelm (1982: 443). Lengths are given as hundredths of total length.

	Raja pita n.sp Holotype, female	*R. heemstrai* (n = 6)	*R. powelli* (n = 2)
Total lenght (mm)	461.1	219 –515	347 –347
Disc width	64	56 – 63	61 – 63
Disc length	54	48 – 53	53 – 53
Snout length (preocular)	15	15 – 17	15 – 16
Snout length (preoral)	16	16 – 19	17 – 17
Snout to maximum width	37	31 – 34	30 – 32
Prenasal length	7	13 – 16	13 – 13
Orbit diameter	4.1	3.6– 4.0	3.5– 3.6
Interorbital distance	5.1	3.4– 3.7	4.5– 4.8
Orbit and spiracle length	7.3	4.7– 5.0	5.4– 5.4
Spiracle length	2.7	1.3– 1.8	1.9– 2.1
Distance between spiracles	8.2	5.0– 5.6	5.6– 5.6
Mouth width	5.5	6.5– 7.4	8.2– 8.7
Nare to mouth	3.5	4.0– 4.7	4.4– 4.5
Distance between nostrils	8.6	6.5– 7.2	7.6– 7.6
Width of first gill opening	2.0	1.3– 1.5	1.5– 1.7
Width of third gill opening	1.9	1.1– 1.5	1.9– 2.0
Width of fifth gill opening	1.3	0.7– 1.0	1.4– 1.5
Distance between first gill openings	14	12 – 13	17 – 17
Distance between fifth gill openings	9.4	6.8– 7.9	8.5– 8.6
Length of anterior pelvic lobe	11	10 – 12	10 – 12
Length of posterior pelvic lobe	15	12 – 14	14 – 15
Tail width at axil of pelvic fins	6.5	2.7– 3.0	2.6– 3.2
Distance snout to cloaca	50	44 – 48	48 – 48
Distance cloaca to 1st dorsal fin origin	34	31 – 38	32 – 34
Distance cloaca to caudal fin origin	43	47 – 51	46 – 48
Distance cloaca to caudal fin tip	50	52 – 56	52 – 52
Number of tooth rows (upper jaw)	46	31 – 35	72 – 75
Number of trunk vertebrae	22	29 – 30	30 – 31
Number of predorsal tail vertebrae	58	47 – 53	49 – 55
Number of pectoral fin radials	77	78 – 80	77 – 78
Number of pelvic fin radials	21	19 – 23	19 – 19

From other species of the subgenus *Raja* (*Okamejei*), including Last & Stevens's (1994) "*Raja* sp. N" from Western Australia, the new species mainly differs in the complete row of thorns on the back of the disc, the head shape, and a number of counts and proportions.

4. Key to the Indian Ocean species of the subgenus *Raja* (*Okamejei*)

1 Dorsal side without ocelli, but with numerous brown spots and streaks; back with a complete row of thorns between spiracles and first dorsal fin base; 1 interdorsal thorn; prenasal length less than 10% of total length; distance between spiracles more than 7% of total length; distance between 5th gill openings more than 9% of total length . . . . . ***Raja* (*Okamejei*) *pita* n.sp.**

– Dorsal side with ocelli; back without a complete row of thorns; 2–6 interdorsal thorns; prenasal length more than 12% of total length; distance between spiracles less than 6% of total length; distance between 5th gill openings less than 8.8% of total length . . . **2**

2 Numerous ocelli at base of pectoral fins; orbit greater than interorbital distance; number of tooth rows in upper jaw 31–35; interorbital distance less than 4% of total length; mouth width less than 7.5% of total length . . . . . ***Raja* (*Okamejei*) *heemstrai***

– A single ocellus at base of each pectoral fin; orbit less than interorbital distance; number of tooth rows in upper jaw 72–75; interorbital distance more than 4.2% of total length; mouth width more than 8% of total length . . . . . ***Raja* (*Okamejei*) *powelli*.**

5. Acknowledgments

We would like to thank Dr. R. Wild (SMNS, Stuttgart) for taking X-ray photographs of the holotype of *Raja pita* n.sp., and Dr. M. Stehmann (Bundesforschungsanstalt für Fischerei, Institut für Seefischerei, Hamburg) for general information on skates.

6. References

Bigelow, H.B. & W.C. Schroeder (1953): Fishes of the Western North Atlantic. Sawfishes, guitarfishes, skates and rays; chimaeroids. – Mem. Sears Fdn mar. Res., **1**(2): XV + 588 pp.; New Haven.

Hulley, P.A. (1966): The validity of *Raja rhizacanthus* Regan and *Raja pullopunctata* Smith, based on a study of the clasper. – Ann. S. Afr. Mus., **48**(29): 497–514; Cape Town.

– (1986): Family No. 25: Rajidae. – Pp. 115–128, pl. 6. – *In*: Smith, M.M. & P.C. Heemstra (eds.): Smith's sea fishes. – XX + 1047 pp., 144 pls.; Johannesburg (Macmillan South Africa).

Ishihara, H. (1987): Revision of the Western North Pacific species of the genus *Raja*. – Jap. J. Ichthyol., **34**(3): 241–285; Tokyo.

Ishiyama, R. (1958): Studies on the rajid fishes (Rajidae) found in the waters of Japan. – J. Shimonoseki Coll. Fish., **7**(2–3): 191–394; Shimonoseki City.

– (1967): Fauna Japonica. Rajidae (Pisces). – VI + 84 pp., 32 pls.; Tokyo (Biogeographical Society of Japan).

Last, P.P. & J.D. Stevens (1994): Sharks and rays of Australia. – VII + 513 pp., 84 pls; Hobart (CSIRO Australia).

McEachran, J.D. & J.D. Fechhelm (1982): A new species of skate from the Western Indian Ocean, with comments on the status of *Raja* (*Okamejei*) (Elasmobranchii: Rajiformes). – Proc. biol. Soc. Wash., **95**(3): 440–450; Washington D.C.

Meissner, E.E. (1987): Une nouvelle espèce de la raie (Rajidae, Batoidei) du Secteur Indien de Antarctique. – Zool. Zh., **66**(12): 1840–1849; Moskva. [In Russian, with French summary]

Séret, B. (1989): Deep water skates of Madagascar. Part 3. Rajidae (Pisces, Chondrichthyes, Batoidea). *Raja* (*Dipturus*) *crosnieri* sp.n. – Cybium, **13**(2): 115–130; Paris.

Stehmann, M. (1970): Vergleichend morphologische und anatomische Untersuchungen zur Neuordnung der Systematik der nordostatlantischen Rajidae (Chondrichthyes, Batoidei). – Arch. FischWiss., **21**(2): 73–164; Berlin.

– (1976): Revision der Rajoiden-Arten des nördlichen Indischen Ozeans und Indopazifik (Elasmobranchii, Batoidea, Rajiformes). – Beaufortia, **24**(315): 133–175; Amsterdam.

Authors' addresses:

Dr. Ronald Fricke, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum Schloss Rosenstein), Rosenstein 1, D–70191 Stuttgart, Federal Republic of Germany;

Dr. Laith A.J. Al–Hassan, Zoology Department, Faculty of Science, Garyounis University, Benghazi, Libya.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

4
932
H

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 530	12 S.	Stuttgart, 31. 8. 1995

Caenidae from Madagascar (Insecta: Ephemeroptera)

By Peter Malzacher, Ludwigsburg

With 7 figures

Summary

5 new species of the genus *Caenis* and one species of the **new** brachycercine **genus** *Madecocercus* from Madagascar are described. The larvae of all species are unknown. The relationships of the new species are discussed.

Zusammmenfassung

Von Madagaskar werden **5 neue Arten** der Gattung *Caenis* beschrieben, sowie eine Art der **neuen Gattung** *Madecocercus*, die zur Unterfamilie Brachycercinae zu zählen ist. Die Larven aller Arten sind unbekannt. Die Verwandtschaftsverhältnisse der neuen Arten werden diskutiert.

Contents

1. Introduction . . . 1
2. Descriptions . . . 2
2.1. Genus *Madecocercus* **gen. nov.** . . . 2
2.1.1. *Madecocercus tauroides* **spec. nov.** . . . 2
2.2. Genus *Caenis* Stephens 1835 . . . 3
2.2.1. *Caenis spinosa* **spec. nov.** . . . 4
2.2.2. *Caenis namorona* **spec. nov.** . . . 6
2.2.3. *Caenis johannae* **spec. nov.** . . . 6
2.2.4. *Caenis rugosa* **spec. nov.** . . . 8
2.2.5. *Caenis rutila* **spec. nov.** . . . 10
3. Relationships . . . 10
4. Literature . . . 12

1. Introduction

While 33 species of the Caenidae are known from the African continent (revised by Malzacher 1993) the occurrence of the family in Madagascar is verified by only one paper by Demoulin from 1974. He described 3 larval specimens from lake Itasy as *Austrocaenis* spec. Imagines were unknown. Some time ago I got the here de-

scribed material, imagines only, from Dr. ELOUARD from the ORSTOM. It shows that the family is widely distributed with at least 2 genera.

I wish to thank Dr. J.-M. ELOUARD (Antananarivo) for leaving me the material for study.

2. Descriptions

2.1. Genus *Madecocercus* gen. nov.

Type-species: *Madecocercus tauroides* spec. nov.

Male: Pedicel 2.5 times length of scape, the apical third tapered. Base of the antennal flagellum not dilated. Coxae widely separated; prosternum broad, rectangular. Metanotum flat, without transverse ridge. Distal part of the wing between the tip and the cross vein between R1 and R2 about 1.3 times length of basal part. Abdomen with lateral filaments on the segments 5–8 (5 with short filaments, 6 and 7 with filaments at least as long as the segment concerned and 8 with filaments of medium length). Lateral filaments not bent dorsally. 9th segment without caudolateral spines. Genitalia with large and strongly sclerotized lateral-sclerites which don't spread out basally and are not connected with the basolateral-sclerites. Styliger-sclerite sparsely developed, with two paramedian apophyses. Forceps strongly bowed, with a small groove on the inner margin. Cerci three times and terminal-filament 3.5 times length of body.

2.1.1. *Madecocercus tauroides* spec. nov.

Material

Holotypus ♂ (micro-slide): Madagascar, riv. Mangoro, 13. V. 91 leg. ELOUARD (BMNH[1]).

Further material: 2 ♂♂ subimagines from the rivers Mangoro and Onilahy (ORSTOM[2]) and author's collection).

Male

Body length: 3.8–5.4 mm; wing length: 3.5–4.5 mm; length of fore leg: 4.1 mm. Ratio of fore femur : fore tibia = 0.44; ratio of fore tibia : fore tarsus = 1.54; ratio of fore leg : hind leg = 2.23; ratio of first segment of the fore tarsus : 2nd : 3rd : 4th : 5th = 1 : 2.7 : 1.8 : 1.7 : 1.6. Ratio of body length : length of cercus : length of terminal filament = 1 : 3.0 : 3.5.

Coloration of chitinous layers: Mesonotum dark-brown, head, pronotum and metanotum, mesosternum, metasternum and pleura as well as the legs a little lighter, abdomen only weakly brownish.

Epidermal pigmentation: Head and pronotum with a strong blackish-brown pigmentation, the latter with the usual lightenings. The other parts of the thorax and the legs here and there with pigments of different intensity. The abdominal tergites 1, 2 and 7–10 heavily pigmented, tergites 3–6 weakly.

Antenna (fig. 1e), prosternum (fig. 1c), metanotum (fig. 1d) and lateral filaments of the abdominal segments correspond to the description in the diagnosis of the genus.

---

[1]) *BMNH* = Natural History Museum, London [formerly British Museum (Natural History)].

[2]) *ORSTOM* = Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération.

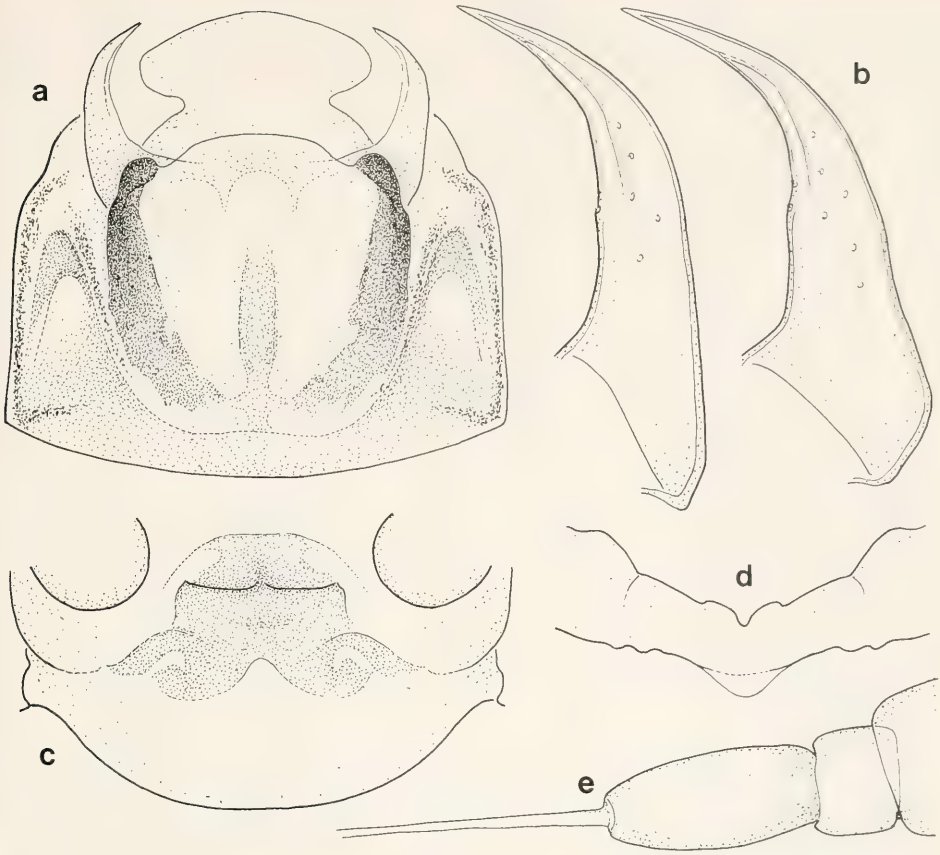


Fig. 1. *Madecocercus tauroides* gen. nov. et spec. nov.; male. – a. Genitalia; – b. forceps; – c. prosternum; – d. metanotum; – e. antenna: scape, pedicel and base of the flagellum.

Genitalia and 9th sternite like in fig. 1a. Lateral-sclerites deep-brown and strongly sclerotized overlapping the forceps-base with her caudal parts. Penis-lobes and hind margin of the penis rounded, without a median incision. Forceps as in fig. 1b, with a small groove and few sensillae in the median part.

Female and larval stages are unknown.

2.2. Genus *Caenis* Stephens 1835

Type species *Caenis macrura* Stephens 1835.

Antennal base of different shape and proportions. Prosternum narrow, triangular or with sides converging frontally. Metanotum with a transverse ridge. Abdominal segments with lateral filaments of different length, often short or very short. 9th segment with caudolateral spines. Genitalia with well developed styliger-sclerite with lateral apophyses. Lateral sclerites small and narrow, as a rule weakly sclerotized, clearly separated from the basolateral-sclerites. Forceps without grooves.

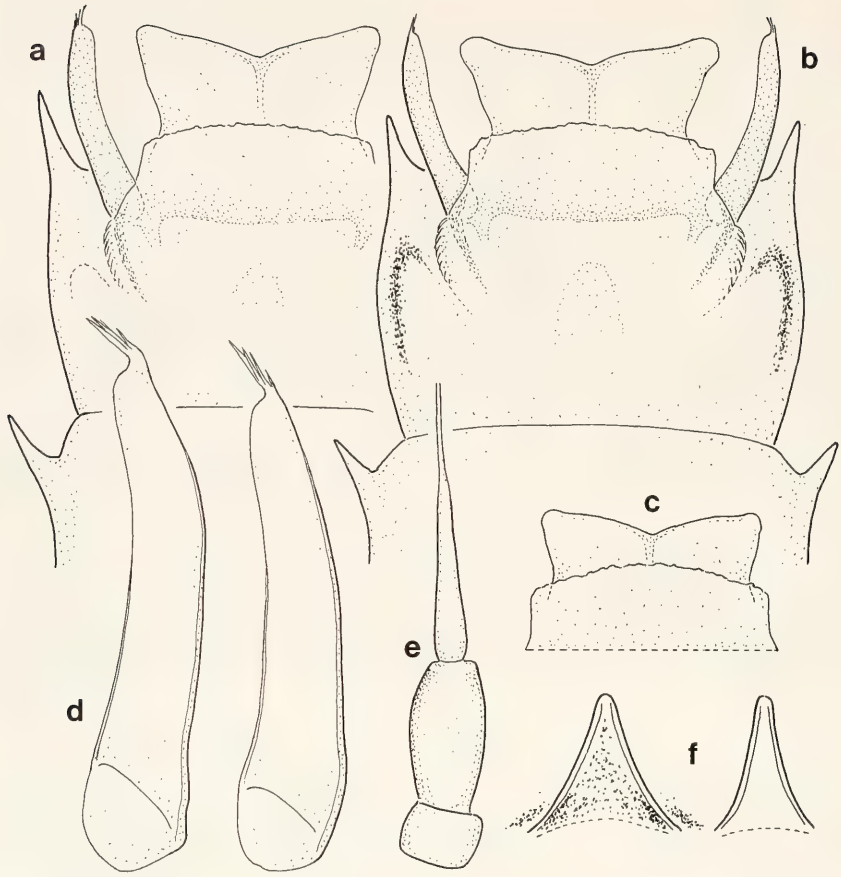


Fig. 2. *Caenis spinosa* spec. nov.; male. – a, b. Genitalia of two specimens with different shape of penis and lateral spines; – c. another penis-shape; – d. forceps; – e. antenna: scape, pedicel and base of the flagellum; – f. different shapes of prosternal triangle.

2.2.1. *Caenis spinosa* spec. nov.

Material

Holotypus ♂ (micro-slide); Madagascar, riv. Andratina aff. Mandrare, 12. IV. 92 leg. Elouard (BMNH).

Further material: Numerous ♂♂, ♀♀ and subimagines from the rivers Andranobe, Andratina, Ikopa, Manankazo, Mangoro, Menarandra, Namorona and Zomandao (ORSTOM and author's collection).

Male

Body length: 2.7–3.3 mm; wing length: 2.2–2.5 mm; length of fore leg: 1.7–2.0 mm. Ratio of fore femur : fore tibia = 0.61–0.70; ratio of fore tibia : fore tarsus = 1.37–1.52; ratio of fore leg : hind leg = 1.46–1.68; ratio of first segment of the fore tarsus : 2nd : 3rd : 4th : 5th = 1 : 1.8–2.2 : 1.2–2.0 : 1.2–1.8 : 1.1–1.5. Ratio of body length : length of cercus : length of terminal filament = 1 : 1.7–1.8 : 2.7–2.8.

Coloration of chitinous layers: mesonotum and metanotum yellow. Frontolateral part of the pleura brown, with dark sutures; dilated base of the antennal bristle

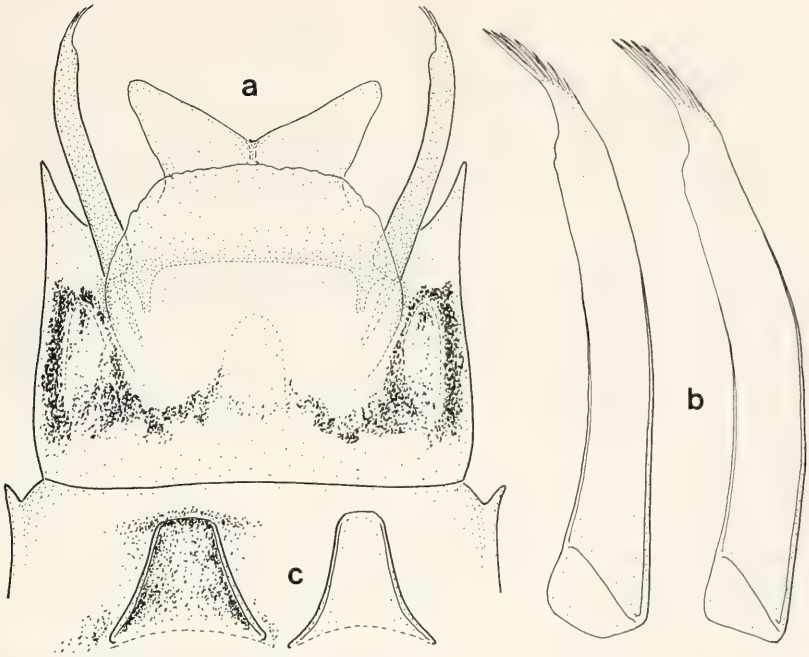


Fig. 3. *Caenis namorona* spec. nov.; male. – a. Genitalia; – b. forceps; – c. different shapes of prosternal triangle.

brownish, contrasting more or less with the pedicel. The other parts yellowish-white or white.

Epidermal pigmentation: dorsal pattern like in fig. 7a. A dark line on the ventral base of the head. Pigments are to be found also on the prosternal triangle – especially on the hind margin from where dark bands run to the lateral margins (fig. 2f, left) – on the margins of the coxal hollows, the fore femora, tibiae and tarsi. Middle and hind femora each with a distal spot at the hind margin.

– A very light-coloured species, remarkable the yellow thorax. –

Base of the antennal bristle dilated. Dilated part hardly half the width and about 1.5 times the length of pedicel (fig. 2e). Prosternal triangle mostly narrow, the tip pointed or a little rounded (fig. 2f). Lateral filaments of the abdominal segments pointed, triangular and of medium length (fig. 2a and b).

Genitalia and 9th sternite like in fig. 2a-c. Penis lobes short and broadly triangular. Styliger sclerite with short apophyses. Other sclerites weak and hardly to be seen. Only a small frontal part of the styliger and the forceps weakly brownish. Forceps curved, with a short tuft of about 4–5 spines (fig. 2d).

Female

Body length: 3.6–5.0 mm; wing length: 2.8–3.5 mm.

The coloration is similar to that of the males, mesonotum often a little darker, also the pigmentation of the abdominal tergites (not interrupted in the middle).

Eggs

Chorion nearly without structure, sometimes with very fine pores. With 2 flat epithemata and one micropyle of medium length flanked by two rows of pores.

2.2.2. *Caenis namorona* **spec. nov.**

Material

Holotypus ♂ (micro-slide); Madagascar, riv. Namorona, 22. IV. 92 leg. ELOUARD (BMNH).

Further material: Numerous ♂♂, ♀♀ and subimagines from the rivers Manamparihy and Namorona. A few ♂♂ from the rivers Mangoro and Zamandao (ORSTOM and author's collection).

Male

Body length: 3.0–3.6 mm; wing length: 2.2–2.6 mm; length of fore leg: 1.5–1.8 mm. Ratio of fore femur : fore tibia = 0.96–1.01; ratio of fore tibia : fore tarsus = 1.11–1.33; ratio of fore leg : hind leg = 1.21–1.26; ratio of first segment of the fore tarsus : 2nd : 3rd : 4th : 5th = 1 : 1.3–1.5 : 1.1–1.3 : 1.2–1.5 : 0.7–0.9. Ratio of body length : length of cercus : length of terminal filament = 1 : 1.75–2.00 : 2.50–3.00.

Coloration of chitinous layers: thorax pale yellowish-brown. Other parts yellowish-white.

Epidermal pigmentation: dorsal pattern like in fig. 7c. Pigments are also widely distributed on the ventral side: on the prosternal triangle (fig. 3c, left), the meso- and metasternal sutures and on the sternites of the abdomen. Sternites 2–6 often with a dark median spot.

– Altogether a species with a medium colour primarily caused by the epidermal pigmentation. –

Base of the antennal bristle dilated (like in fig. 2e). Prosternal triangle broad (fig. 3c). Lateral filaments of the abdominal segments short.

Genitalia and 9th sternite as in fig. 3a. Penis lobes long triangular. Forceps (fig. 3b) very long surpassing the penis caudally (fig. 3a), apically with a tuft of about 10 spines. Only a small frontal part of the styliger and the forceps weakly brownish. Basal and lateral parts of the 9th sternite with blackish-brown pigments.

Female

Body length: 4.4–4.9 mm; wing length: 3.3–3.7 mm.

The coloration is very similar to that of the males, altogether a little darker. Tergites often with continuous bands.

Eggs

Chorion nearly without structure. With 2 very flat epithemata and one micropyle of medium length near the equator.

Larval stages are unknown.

2.2.3. *Caenis johannae* **spec. nov.**

Material

Holotypus ♂ (micro-slide); Madagascar, riv. Mandrare, 13. IV. 92 leg. ELOUARD (BMNH).

Further material: Numerous ♂♂, ♀♀ and subimagines from the rivers Fiherenana, Mandrare and Onilahy. A few ♂♂ from the rivers Menarandra and Namorona (ORSTOM and author's collection).

Male

Body length: 2.5–3.0 mm; wing length: 2.1–2.3 mm; length of fore leg: 1.4–1.6 mm. Ratio of fore femur : fore tibia = 1 : 0.85–1.04; ratio of fore tibia : fore

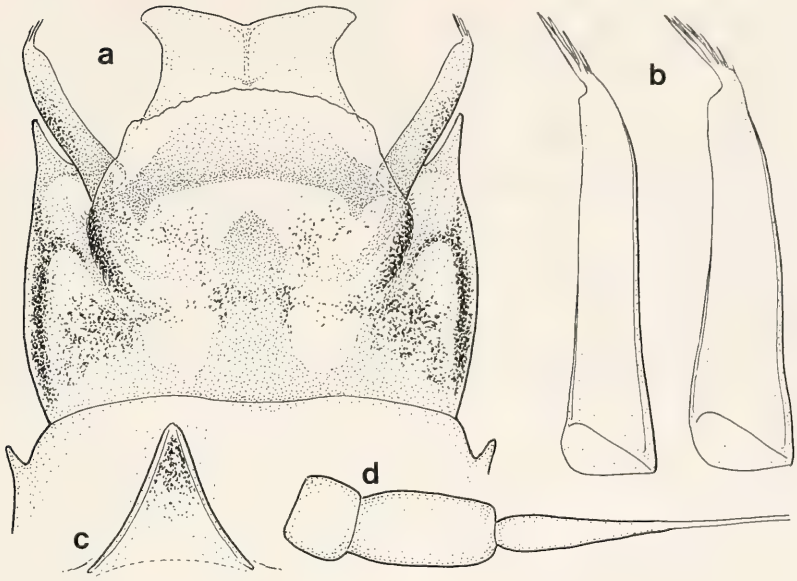


Fig. 4. *Caenis johannae* spec. nov.; male. – a. Genitalia; – b. forceps; – c. prosternal triangle; – d. antenna: scape, pedicel and base of the flagellum.

tarsus = 1.31–1.42; (tibia as a rule a little longer than femur and tarsus, femur a little longer as tarsus); ratio of fore leg : hind leg = 1.07–1.17; ratio of first segment of the fore tarsus : 2nd : 3rd : 4th : 5th = 1 : 1.3–1.5 : 0.9–1.2 : 0.7–1.1 : 0.8–1.2. Ratio of body length : length of cercus : length of terminal filament = 1 : 1.5–2.0 : 2.5–3.0.

Coloration of chitinous layers: mesonotum and frontolateral part of the pleura intensively tobacco-brown; head and the rest of the thorax a little lighter brown; abdomen yellowish. The mesonotum shows characteristic lightenings at the fore corners, the wing-bases and the V-shaped suture.

Epidermal pigmentation: dorsal pattern as in fig. 7b. Besides this there are pigments on the base of the labial rudiments, on the top of the prosternal triangle (fig. 4c), on meso- and metasternum. Abdominal sternites with more or less strongly pigmented transverse bands. Middle and hind femora each with a distal spot at the hind margin.

– The species shows a strong colour caused together by both components, coloration of chitinous layers and epidermal pigments. –

Base of the antennal bristle dilated; dilation about half as broad as the pedicel (fig. 4d). Prosternal triangle equilateral and pointed (fig. 4c). Lateral filaments of the abdominal segments short, triangular.

Genitalia and 9th sternite like in fig. 4a. Penis lobes short triangular. Styliger sclerite with short apophyses. Central sclerite frontally elongated. Forceps more or less straight, with an apical tuft of 4–7 spines (fig. 4b). Epidermal pigments widely distributed on the 9th sternite, also on the lateral parts of the forceps.

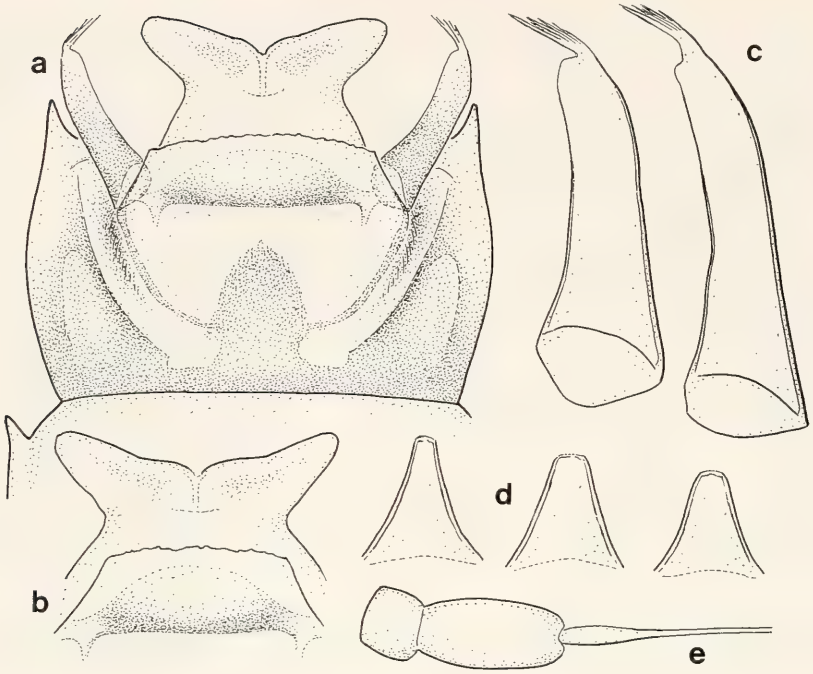


Fig. 5. *Caenis rugosa* spec. nov.; male. – a. Genitalia; – b. another shape of penis; – c. forceps; – d. different shapes of prosternal triangle; – e. antenna: scape, pedicel and base of the flagellum.

Female

Body length: 3.5–4.2 mm; wing length: 2.4–3.1 mm.

The coloration is similar to that of the males. The ligthenings on the mesonotum are often extended to the whole field between the V-shaped suture or the fields beside it.

Eggs

Chorion with very fine pores. Two flat epithemata with small knobs. The micropyle lies on the equator.

2.2.4. *Caenis rugosa* spec. nov.

Material

Holotypus ♂ (micro-slide); Madagascar, riv. Andratina aff. Mandrare, 12. IV. 92 leg. Elouard (BMNH).

Further material: Numerous ♂♂, ♀♀ and subimagines from the rivers Andratina, Menarandra and Zamandao. A few ♂♂ from the river Mangoro (ORSTOM and author's collection).

Male

Body length: 2.2–2.7 mm; wing length: 1.9–2.1 mm; length of fore leg: 1.3–1.4 mm. Ratio of fore femur : fore tibia = 0.55–0.66; ratio of fore tibia : fore tarsus = 1.43–1.79; ratio of fore leg : hind leg = 1.39–1.55; ratio of first segment of the fore tarsus : 2nd : 3rd : 4th : 5th = 1 : 1.6–2.2 : 0.9–1.4 : 0.9–1.3 : 1.1–1.4. Ratio of body length : length of cercus : length of terminal filament = 1 : 2.5–2.6 : 3.3–3.5.

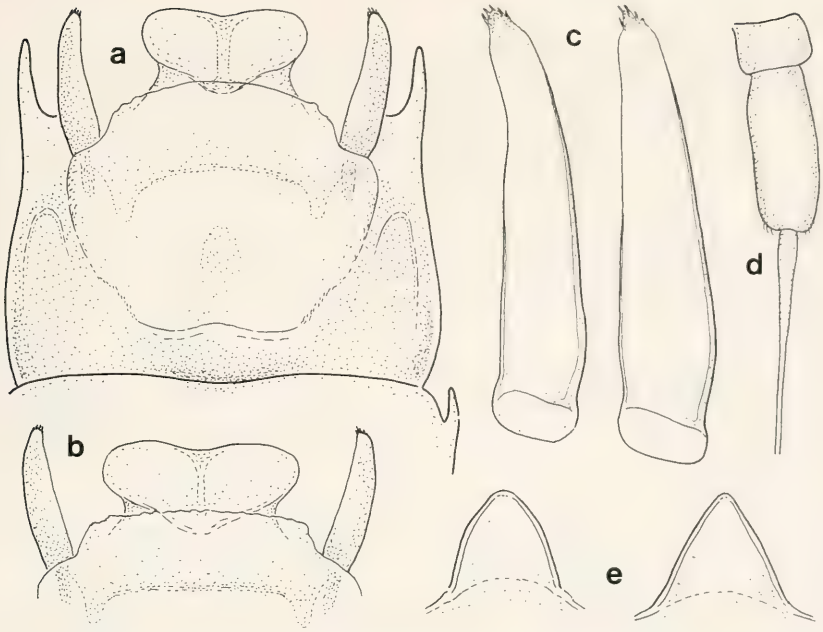


Fig. 6. *Caenis rutila* spec. nov.; male. – a. Genitalia; – b. another shape of penis; – c. forceps; – d. antenna: scape, pedicel and base of the flagellum; – e. different shapes of prosternal triangle.

Coloration of chitinous layers: mesonotum, metanotum and most of the pleura strongly maroon. Pronotum, parts of head and prosternum as well as mesosternum and metasternum a little lighter. The other parts more or less yellow-brownish. Middle and hind tibiae and tarsi brown, femora with brown margins.

Epidermal pigmentation: head and prothorax sparsely and diffuse pigmented, also the abdominal tergites, tergites 3–6 stronger. Fore legs pigmented, especially the tips of the tibiae, also the base of the ringed cerci.

– Altogether a species with a medium brown colour primarily caused by the coloration of the chitinous layers. –

Base of the antennal bristle only slightly dilated. Dilation a little more than half the length of pedicel; brownish. (fig. 5e). Tip of the prosternal triangle rounded or more or less broadly blunt (fig. 5d). The surface of the triangle shows a fingerprintlike pattern (also to be seen in some other species, but not as clearly). Lateral filaments of the abdominal segments short triangular.

Genitalia and 9th sternite like in fig. 5a and b. Penis lobes elongated with brown sclerites on the dorsal surface shining through to the ventral side. Styliger sclerite narrow, with short apophyses. Central sclerite rounded. Forceps like in fig. 5c, short and with an apical tuft of 4–5 spines. Forceps, sclerites and base of the 9th sternite brown.

Female

Body length: 2.8–3.5 mm; wing length: 2.3–2.6 mm.

The coloration is very similar to that of the males.

Eggs

Chorion without pores. Epithemata voluminous and with very small knobs. With 2(–3) long and thin micropyles laying in the equatorial region of the egg; more or less inclined.

2.2.5. *Caenis rutila* spec. nov.

Material

Holotypus ♂ (micro-slide); Madagascar, riv. Mangoro, 15. XI. 91 leg. Elouard (BMNH).

Further material: Numerous ♂♂, ♀♀ and subimagines from the river Mangoro. A few specimens from the rivers Manankazo and Namorona (ORSTOM and author's collection).

Male

Body length: 2.5–2.8 mm; wing length: 2.4–2.6 mm; length of fore leg: 1.9–2.1 mm. Ratio of fore femur : fore tibia = 0.64–0.75; ratio of fore tibia : fore tarsus = 0.98–1.28; ratio of fore leg : hind leg = 1.50–1.62; ratio of first segment of the fore tarsus : 2nd : 3rd : 4th : 5th = 1 : 3.0–3.3 : 1.7–1.8 : 1.4–1.8 : 1.0–1.4. Ratio of body length : length of cercus : length of terminal filament = 1 : 2.5–2.8 : 3.0–3.5.

Coloration of chitinous layers: pronotum, mesonotum and metanotum, pleurae, margins of the femora and strongly chitinous parts of the 10th tergite reddish-brown. Other parts light yellowish.

Epidermal pigmentation: Dorsal part of the head, pronotum and abdominal tergites only weakly pigmented, the margins and a median band on the pronotum a little darker, also tergite 1, 2, 6 and 7. There is a concentration of pigments on the hind margin of the 6th and the fore margin of the 7th tergite which is a typical character of this species.

– A species with a medium reddish colour. –

Base of the antennal bristle slightly dilated (fig. 6d). Prosternal triangle broad, with convex or bent sides and the tip more or less rounded (fig. 6e). Lateral filaments of the abdominal segments of medium length.

Genitalia and 9th sternite like in fig. 6a and b. Penis with short round lobes and a distinct transverse fold. Styliger sclerite with short and broad apophyses. All sclerites weak and hardly to see. Lateral sclerite very short. Forceps like in fig. 6c. With 4–5 very short apical spines; a little contracted at the base, inserting in a concavity of the hind margin of the styliger; hardly sticking out laterally.

Female

Body length: 3.0–3.4 mm; wing length: 2.8–3.3 mm.

The coloration is very similar to that of the males.

Eggs

Chorion with a very fine granulation. 2 flat epithemata. One short micropyle.

Larval stages are unknown.

3. Relationships

Although there are some different characters the new genus *Madecocercus* seems to be related more closely to the African genus *Afrocercus* Malz. (Malzacher 1987) than to the other genera of the subfamily Brachycercinae, revised by Soldan (1986).

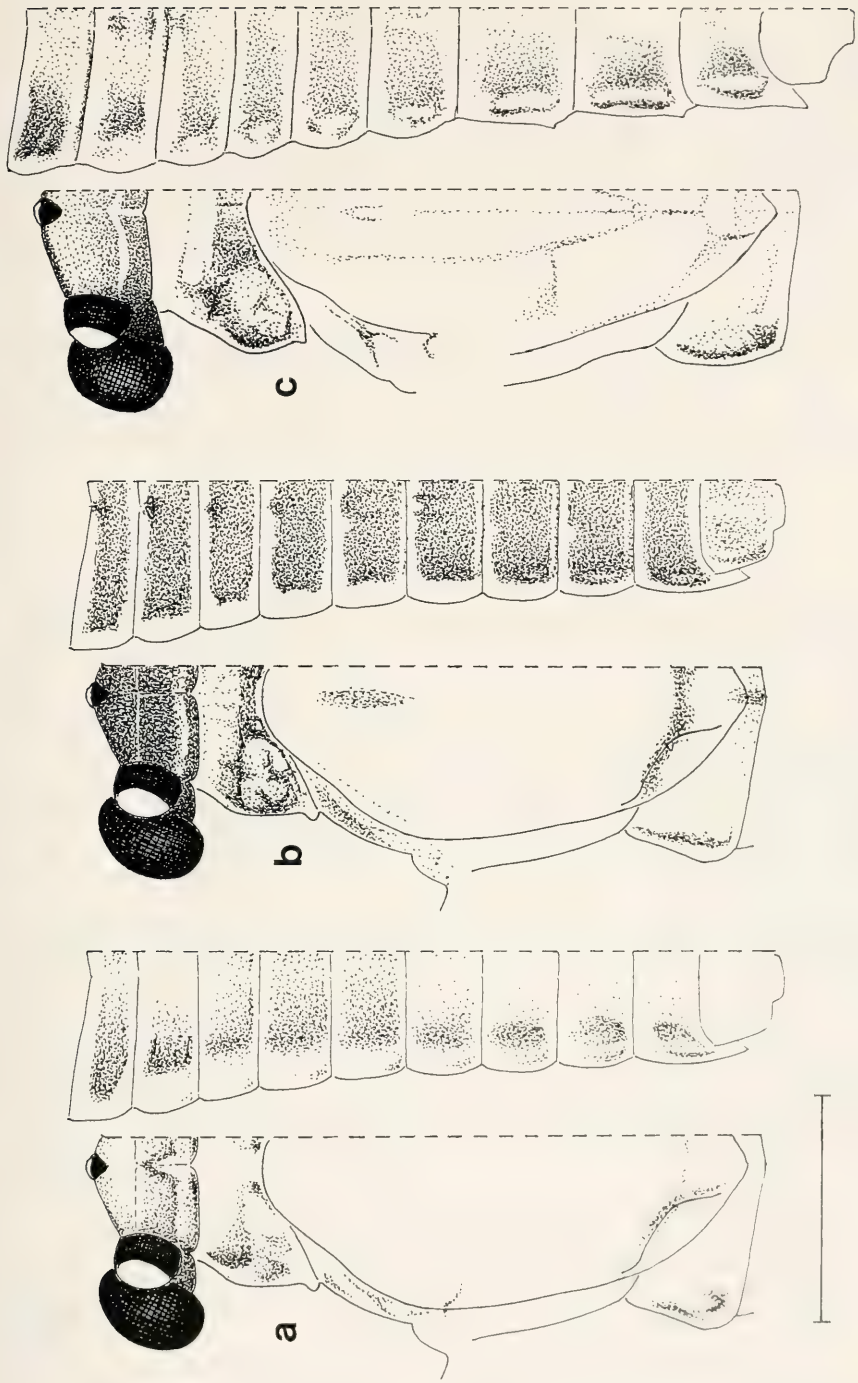


Fig. 7. Pattern of the epidermal pigmentation; left half of the body. – a. *Caenis spinosa* spec. nov.; – b. *Caenis johannae* spec. nov.; – c. *Caenis namorona* spec. nov. – Scale bar: 0.5 mm.

Characters in common to both genera are: the strongly bowed forceps with only a short groove on the inner margin, a distinct overlapping of the forceps base by the lateral-sclerites and the very weak differentiation of the styliger-sclerite with apophyses very close to the middle. The shape of the forceps and the reduced styliger-sclerite may possibly be considered a synapomorphy.

On the other hand *Madecocercus* gen. nov. shows a character that can be considered as a synapomorphy of Caeninae and *Tasmanocoenis*: the separation of lateral-sclerite and basolateral-sclerite. Because of that and because of the bowed forceps the genitalia of *Madecocercus* are a little similar to those of *Tasmanocoenis* species whose lateral-sclerites are voluminous, too (see MALZACHER 1987, fig. 2a and ALBA-TERCEDOR & SUTER 1990, fig. 1).

The new species *C. spinosa, C. namorona, C. johannae* and *C. rugosa* are very similar to the African species of the *C. scotti*-group, the *C. brevipes*-group and the *C. jinjana*-group which are closely related (see MALZACHER 1990, 1993). *C. rutila* spec.nov. however shows characters such as rounded penis-lobes, hardly developed sclerites and the simple forceps shape that may indicate an early derival from plesiomorphic African species.

4. Literature

ALBA-TERCEDOR, J. & P. J. SUTER (1990): A new species of Caenidae from Australia: *Tasmanocoenis arcuata* sp. n. (Insecta, Ephemeroptera). – Aquat. Insects 12 (2): 85–95; Lisse.

DEMOULIN, G. (1973): Éphéméroptères de Madagascar. III (1). – Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. **49** (7): 1–20; Bruxelles.

MALZACHER, P. (1987): Eine neue Caeniden-Gattung *Afrocercus* gen. nov. und Bemerkungen zu *Tasmanocaenis tillyardi* (Insecta: Ephemeroptera). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) **407**: 1–10; Stuttgart.

– (1990): Caenidae der äthiopischen Region (Insecta: Ephemeroptera). Teil 1. Beschreibung neuer Arten. – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) **454**: 1–28; Stuttgart.

– (1993): Caenidae der äthiopischen Region (Insecta: Ephemeroptera). Teil 2. Systematische Zusammenstellung aller bisher bekannten Arten. – Mitt. schweiz. ent. Ges. **66**: 379–416; Zürich.

SOLDAN, T. (1986): A revision of the Caenidae with ocellar tubercles in the nymphal stage (Ephemeroptera). – Acta Univ. Carol. (Biologica 5–6), **1982–1984**: 289–362; Praha.

Author's address:

Dr. PETER MALZACHER, Friedrich-Ebert-Str. 63, D-71638 Ludwigsburg.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

.H
932
JH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 531	6 S.	Stuttgart, 31. 8. 1995

Reicheiodes from East Asia (Coleoptera: Carabidae)*)

By Michael Balkenohl, Denzlingen

With 2 figures

Summary

The present contribution provides a key to the *Reicheiodes* species from East Asia. *Reicheiodes ellipsoideus* **n. sp.** from Nepal is described. *Dyschirius* (*Reicheiodes*) *marginicollis* is synonymized with *Reicheiodes franzi*.

Zusammenfassung

Vorliegender Beitrag stellt einen Schlüssel zu den *Reicheiodes*-Arten Ostasiens zur Verfügung. *Reicheiodes ellipsoideus* **n. sp.** aus Nepal wird beschrieben. *Dyschirius* (*Reicheiodes*) *marginicollis* wird mit *Reicheiodes franzi* synonymisiert.

1. Introduction

Three new *Reicheiodes* species from the Himalayas were described recently. The species were placed in the subgenus *Reicheiodes* of the genus *Dyschirius*. In the same contribution evidence was pointed out that the subgenus *Reicheiodes* possibly has the status of a genus „which has to be investigated in detail" (Balkenohl 1994). Two months before that contribution appeared the subgenus *Reicheiodes* was declared as a separate genus and *Reicheiodes franzi* from the Himalayas was described (Dostal 1993). This status of genus is recognized although a detailed general revision is still needed.

Among undetermined material of Oriental Scaritinae deposited in the collection of Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany (*SMNS*), there was a *Reicheiodes* specimen which conspicuously does not fit with the descriptions and type material of all other *Reicheiodes* species from the Himalayas. This species is described as new.

---

*) Results of the Himalaya Expeditions of J. Martens, no. 199. – For no. 198 see: Studia Dipterologica 2(1), 1995. – J. M. sponsored by Deutscher Akademischer Austauschdienst and Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Due to the poor exploratory degree of the Himalayas it is not surprising that four new species have been detected in a relatively short time. All specimens were found in Nepal and Darjeeling. It is supposed that the known species represent only a part of the *Reicheiodes* inventory and that further species may occur in the Himalayas, at least in the eastern parts.

A key is provided of the *Reicheiodes* species known from East Asia to provide a basis for further investigation.

Sincere thanks are due to Dr. WOLFGANG SCHAWALLER, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, for the loan of material and for providing the map of Nepal. Dr. ALEXANDER DOSTAL (Vienna) sent me kindly type material of *Reicheiodes franzi*.

2. Key to East Asian *Reicheiodes* species

1 Elytron with two apical setigerous punctures; pronotum and elytra ferrugineus; three subhumeral setigerous punctures 2
– Elytron with one apical setigerous puncture; pronotum and elytra brown; one to three subhumeral setigerous puncture(s) 3
2 Elytron with two dorsal setigerous punctures; apex of elytra strongly acuminate; transverse suture of frons shallow; striae of elytron missing in apical half. . ***R. yanoi*** Kult
– Elytron with three dorsal setigerous punctures; apex of elytra rounded regularly; transverse suture of frons deep; striae of elytron stronger developed, reaching more apically . . . . . ***R. igai*** Nakane & Uéno
3 Elytron with dorsal setigerous punctures, one subhumeral and less than 3 umbilical setigerous puncture(s) 4
– Elytron without dorsal setigerous punctures, more than one subhumeral and all three umbilical setigerous punctures present 5
4 One dorsal (anterior) setigerous puncture, reflexed margin of pronotum prolonged over posterior setigerous puncture, lateral channel of pronotum deep and moderately broad, anterior line of pronotum formed by transverse rugae . . . . . ***R. loebli*** Balkenohl
– Two dorsal setigerous punctures, reflexed margin of pronotum reaches up to posterior setigerous puncture, lateral channel of pronotum feebly and very small, anterior transverse line of pronotum formed by irregular punctures . . . . . ***R. ellipsoideus* n. sp.**
5 Three subhumeral setigerous punctures, lateral margin of pronotum visible at level of anterior setigerous puncture and in anterior angles, pronotum stricingly depressed, elytra strongly convex . . . . . ***R. convexipennis*** Balkenohl
– Two subhumeral setigerous punctures, lateral margin of pronotum complete and prolonged nearly up to base, pronotum convex, elytra moderately convex ***R. franzi*** Dostal.

3. Notes on East Asian *Reicheiodes* species (Fig. 1)

Reicheiodes yanoi Kult

1949 *Dyschirius yanoi* Kult, Acta Soc. ent. čechosl., 46: 128, 132.

Distribution: Japan (NAKANE 1978).

Reicheiodes igai Nakane & Uéno

1952 *Dyschirius igai* Nakane & Uéno, Shin Konchû, 5 (8): 43.

Distribution: Japan: Shikoku, Honshu, Kyushu (NAKANE 1978).

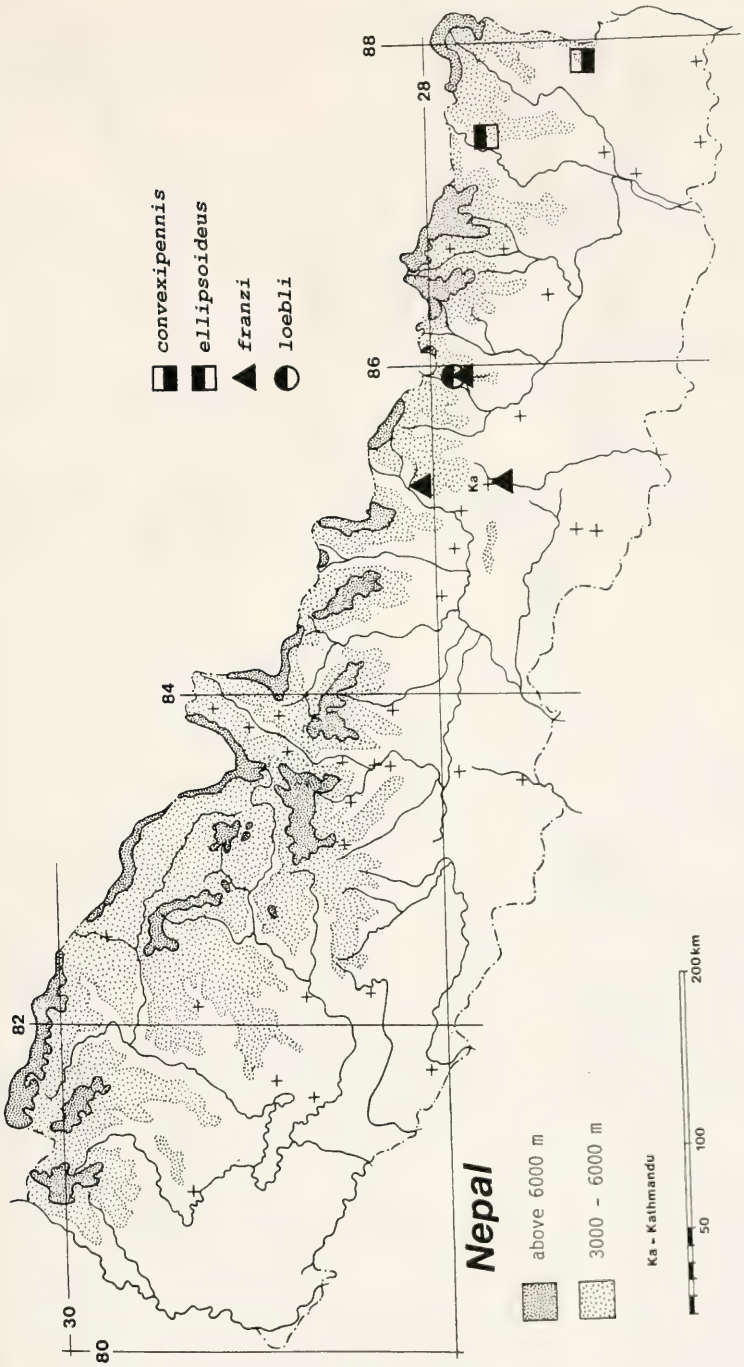


Fig. 1. Map of Nepal showing the distribution of *Reicheiodes* species.

Reicheiodes loebli Balkenohl

1994 *Dyschirius* (*Reicheiodes*) *loebli* Balkenohl, Revue suisse Zool., 101: 34–36, 38.

Distribution: Nepal, Sindhupalcok Distr.

Reicheiodes convexipennis Balkenohl

1994 *Dyschirius* (*Reicheiodes*) *convexipennis* Balkenohl, Revue suisse Zool., 101: 31–34.

Distribution: Nepal, Panchthar Distr.; India, Darjeeling Distr.

Reicheiodes franzi Dostal

1993 *Reicheiodes franzi* Dostal, Z. Arbeitsgem. österr. Ent., 45: 103;
1994 *Dyschirius* (*Reicheiodes*) *marginicollis* Balkenohl, Revue suisse Zool., 101: 37–39; **n. syn.**

Distribution: Nepal, Patan Distr., Nuwakot Distr. (Gosainkund), Sindhupalcok Distr. (Thare Pati).

Remarks: The descriptions of *D.* (*R.*) *marginicollis* and *R. franzi* were prepared at the same time and published with a time difference of two months. I have examined the type material of *R. franzi*, it is identical with the type material of *D.* (*R.*) *marginicollis*.

4. Description of a new species from Nepal

Reicheiodes ellipsoideus **n. sp.** (Fig. 2)

Holotype (♀): Nepal, Sankhua Sabha Distr., above Pahakhola, 2600–2800 m, 31. V.–3. VI. 1988, leg. J. Martens & W. Schawaller (SMNS).

Derivatio nominis: The name refers to the regular elliptical outline of the elytra.

Description: Length 2.60 mm, width 1.02 mm, ratio length/width of pronotum 0.98, ratio length/width of elytra 1.41.

Colour: Head, pronotum, elytra dark brown, very shiny; elytra increasingly paler to apex, apex yellow-brown; mouthparts not much paler; first three to four segments of antennae, legs, margin of supraantennal plates and wings of clypeus yellow-brown; epipleura yellow-brown; ventral surface dark brown.

Head: A third smaller than pronotum. Clypeus conspicuously margined anteriorly, without median tooth, lateral tooths projecting. Clypeal field square, convex, separated from frons by deep, straight transverse suture. Frons convex, with few scattered, very minutely sticked punctures on surface, with inconspicuous irregular chagrin. Supraantennal plates vaulted, with weak carina and some fine rugae on eye level, bordered inconspicuous laterally. Frontal furrows deep, broad, diverging anteriorly and posteriorly of transverse suture. Neck constriction absent, few conspicuous longitudinal rugae laterally posterior eyes. Antennae extending beyond posterior setigerous punctures of pronotum by one segment. Eyes well developed, posterior quarter of dorsal part enclosed by genae; genae moderately rounded.

Pronotum: Globose, flattened anteriorly and posteriorly at median line. Outline subcircular, maximum width at middle. Lateral border evenly rounded, reflexed margin reaching from anterior angles to posterior setigerous puncture. Lateral channel very small, smallest at middle, not completely visible from above due to globosity of pronotum. Median line complete, shallow at middle, deeper and broader at

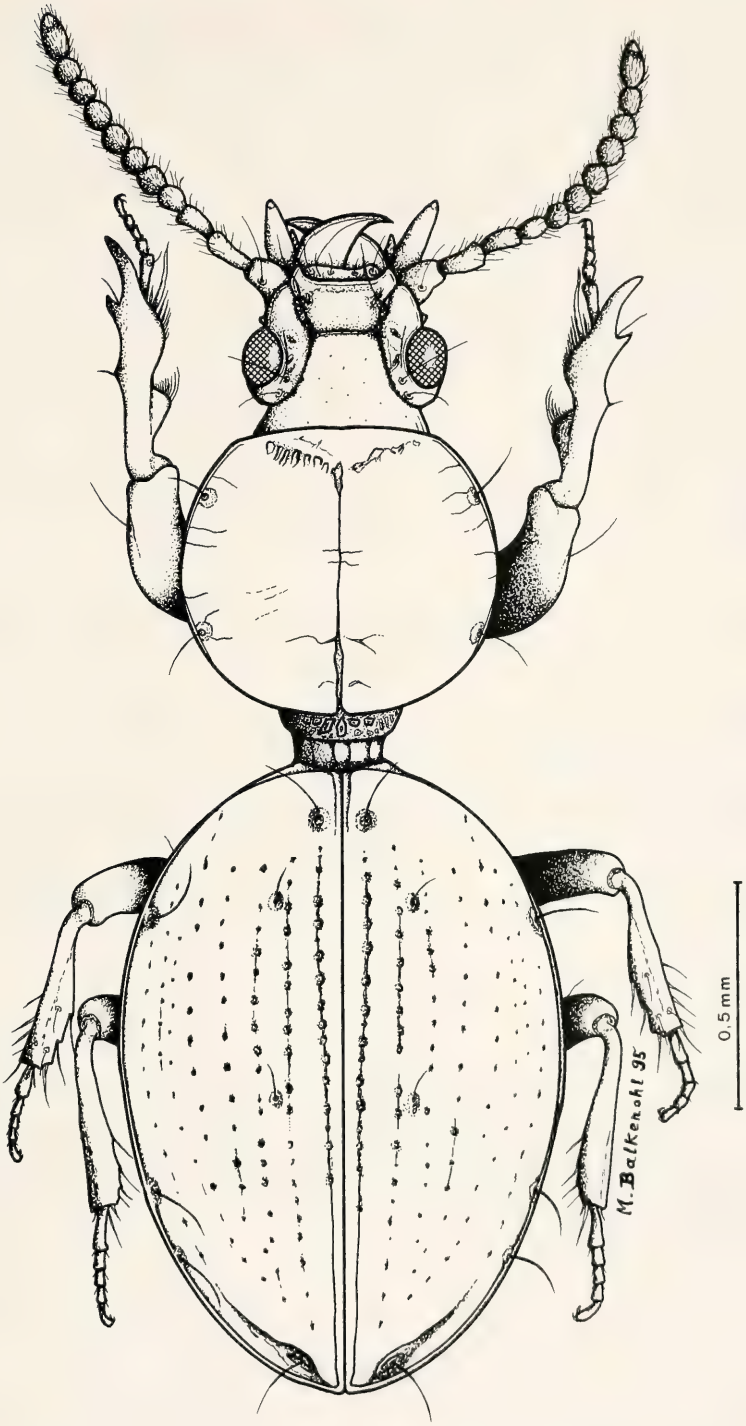


Fig. 2. *Reicheiodes ellipsoideus* n. sp.; Holotype ♀, habitus.

posterior third, surpassing anterior transverse line without joining. Anterior transverse line distinct, not joining lateral margin at extremity, formed by irregular broad punctures. Surface with inconspicuous irregular chagrin, few fine transverse wrinkles at lateral margin and median line. Proepisternum impunctate, with fine superficial transverse wrinkles.

Elytron: Conspicuously convex from base to apex. Outline elliptical, maximum width at middle, margined from pedunculus to apex. Humerus invisible. Basal granula absent. Basal setigerous puncture conspicuous, situated in projected extension of first stria. One subhumeral setigerous puncture, two umbilical setigerous punctures apically, one preapical setigerous puncture situated in furrow of 8th stria, two (anterior) dorsal setigerous punctures. Short scutellar stria-like longitudinal impression at base close to suture. First interval forms basally short carina at suture. Stria 1 impressed, 2nd not deep, both punctate, other striae developed as rows of punctures, striae 2 to 7 complete, 3 and 5 adjoining more or less in posterior third of elytron. Stria 1 and 8 adjoining at apex. Stria 5 prolonged to basal declivity, other stria not reaching base. Stria 8 starting at level of subhumeral setigerous puncture. Distance between punctures of all striae somewhat irregular. Intervals feebly convex, laterally flatened.

Ala: Atrophied.

Protibia: Lateral upper spine curved moderately lateral and ventral. Movable spur nearly as long as lateral spine, curved feebly in apical third. Preapical lateral denticle conspicuously strong, 2nd scarcely developed.

Habitat: The specimen was sifted in a *Quercus semecarpifolia/Rhododendron* forest in the beginning of June. Altitude 2600–2800 m.

Relationship: *Reicheiodes ellipsoideus* n. sp. is related to *R. loebli* but differs in the characters given in the key. Moreover the outline of elytra is regular elliptical whereas the outline of *R. loebli* is more straightly narrowed at base. Therefore as slight humerus is visible in *R. loebli* but totally absent in *R. ellipsoideus*. In addition *R. ellipsoideus* is the only species from the Himalayas with a yellow-brownish apex of elytra.

5. Literature

Balkenohl, M. (1994): New species and records of Scaritinae from the Himalayas (Coleoptera, Carabidae). – Revue suisse Zool., **101**: 19–41; Genève.

Dostal, A. (1993): Neue Taxa aus der Gattung *Reicheiodes* (stat. nov.) (Coleoptera, Carabidae: Scaritini). – Z. Arbeitsgem. österr. Ent., **45**: 99–106; Wien.

Nakane, T. (1978): The beetles of Japan (n. s.). 46 Scaritinae. – Nature and Insects, **13** (1): 4–8; Osaka. [in Japanese]

Author's address:

Dr. Michael Balkenohl, Kirchstraße 5/2, D-79211 Denzlingen (Germany).

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

932
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 532	8 S.	Stuttgart, 8. 1995

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

A New Species of *Leptotyphlops* (Serpentes: Leptotyphlopidae) of the *longicaudus*-group from West Africa

By Jakob Hallermann, Stuttgart and Mark-Oliver Rödel, Würzburg

With 2 figures and 1 table

Summary

The Worm Snake *Leptotyphlops albiventer* **n. sp.** is described. It is a member of the *longicaudus*-group, and it is characterized within this group by the combination of a relative low number of total mid-dorsal scales (165–208) and a white belly. Hitherto, the species has only been found in the Comoé National Park, north-eastern Ivory Coast.

Key words: *Leptotyphlops albiventer* n. sp., *longicaudus*-group, Ivory Coast, West Africa.

Zusammenfassung

Die Schlankblindschlange *Leptotyphlops albiventer* **n. sp.** wird beschrieben. Sie gehört zur *longicaudus*-Gruppe. Die neue Art unterscheidet sich von allen anderen *Leptotyphlops*-Arten dieser Gruppe durch folgende Merkmalskombination: eine relativ geringe Anzahl der Dorsalia (165–208) und eine weiße Ventralseite. Bisher wurde die Art nur im Comoé-Nationalpark im Nordosten der Elfenbeinküste gefunden.

Sommaire

Le suivant est une déscription de serpent minute *Leptotyphlops albiventer* **n. sp.** Il appartient à la groupe de *longicaudus*. La nouvelle espèce se distingue de toutes les autres espèces de *Leptotyphlops* par la combinaison des caractéristiques suivantes: une nombre rélativement basse des dorsales (165–208) et un ventre blanc. Jusqu' à présent, cette espèce à été trouvé seulement dans le Parc National de Comoé dans le Nord-Est de la Côte d'Ivoire.

1. Introduction

The Worm Snakes of the genus *Leptotyphlops* contain world-wide about 80 species including 23 African species (Welch 1994). In their „Revision of the Worm Snakes", Broadley & Watson (1976) listed and redescribed all South-east African species. Hahn (1978) revised the North-east African and Asian species of the genus.

He distinguished three species groups: the *longicaudus*-, *macrorhynchus*-, and *blanfordi*-group. The *longicaudus*-group is characterized by having a relatively long tail with 10 scales around its middle, a prefrontal, and a rounded snout. The members of the *macrorhynchus*-group have a hooked snout, a prefrontal and an elongate body form. The strictly Asian *blanfordi*-group is characterized by having a rounded snout, a prefrontal, and 12 scales around the middle of the tail.

All species of *Leptotyphlops* are ground dwellers. Little is known about their mode of life, food, and reproduction.

In a recently published faunistic study on the snakes of the Comoé National Park, biological and ecological data were included for each species observed (Rödel et alii, 1995). Seven specimens of the genus *Leptotyphlops* were obtained and deposited in the collection of the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS). Two specimens belong to *Leptotyphlops bicolor*, the others, having a relatively long tail, a clear demarcation between the dorsal and ventral colouration, and a single anterior supralabial, were determined in the field as *L.* aff. *longicaudus*. A reexamination of the material and comparison with the holotype of *L. longicaudus* and other related species, and with literature data (Villiers 1975, Broadly & Watson 1976, Roux-Estéve 1979, Meirte 1992) confirmed that they belong to an undescribed species.

2. Methods, materials and acknowledgements

Methods and abbreviations

For each specimen of the type series of the new species and specimens of related species, the following data were recorded: number of mid-dorsal scales between rostral scale and caudal spine (= total dorsals), number of subcaudal scales in a median row between cloaca and caudal spine, scales around mid-body, scales around mid-tail, snout-vent length, tail length, body diameter at level of mid-body, number of infralabials. The ratios total length/tail length and total length/body diameter were calculated. The body scales were counted using a dissecting microscope. Measurements were made with a dial caliper to a tenth of a millimeter. The drawings were made with a camera lucida.

Abbreviations are as follows:

SVL snout-vent length;
TL total length.

The specimens examined are deposited in the following institutions:

BMNH The Natural History Museum, London [formerly British Museum (Natural History)];
MNHN Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris;
SMNS Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart;
ZFMK Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn;
ZMB Zoologisches Musuem der Humboldt Universität Berlin.

Materials

Leptotyphlops b. bicolor: MNHN 1908–167, 1916–119, 1916–119A, 1917–176, 1917–176A, (Sudan), 1933–151, 1933–152, 1933–153 (Burkina Faso), 1965–94, 1965–95, 1965–95A, 1965–95B (Mali), 1965–97, 1965–97A, 1992–4344, 1992–4345, 1992–4346, 1992–4347, 1992–4348, 1992–4349, 1992–4350 (Ivory Coast); SMNS 5164 (Ghana), 8453–1, 8453–2 (Ivory Coast); ZFMK 23387 (Ghana), 38–721, 38–722 (Burkina Faso); ZMB 10796, 21951, 21952, 25544, 53614 (Togo), 21479 (Kratschie).

L. brevicaudus: BMNH 1920.4.28:1 (Ghana).

L. emini: ZMB 24968, 24970, 24972, 53615, 53616 (Tanzania); ZMB 26847 (Morogoro, Tanzania).

L. longicaudus: MNHN 1923–118 (East Africa); ZMB 3882 (Insel Mosambique), ZMB 4827, holotype (Tete, Mosambique).
L. narirostris: BMNH 65.5.3.61 (W. Africa), BMNH 1922.10.12: 1–2 (Aburi, Ghana).
L. nigricans: SMNS 2518 (S. Africa); ZMB 9245, 53612, 53613 (Teita, Kenia).
L. perreti: BMNH 1908.5.30:7, paratype (Bitye, Cameroon).
L. sundevalli: ZMB 21954, 29557 (Togo); SMNS 2522 (W. Africa).

Acknowledgements

We are very grateful to the following colleagues for sending specimens on loan: Dr. W. Böhme (ZFMK, Bonn), Dr. R. Günther (ZMB, Berlin), Dr. I. Ineich (MNHN, Paris), and Dr. C. J. McCarthy (BMNH, London). We thank Dr. R. Fricke and Dr. A. Schlüter (SMNS, Stuttgart) for helpful comments on the manuscript as well as F. Wulf (Stuttgart) for translating the French summary.

3. *Leptotyphlops albiventer* new species (Figs. 1A–C, 2 A–B)

Material

Holotype: SMNS 8454–5: 128 mm SVL, Ivory Coast, Comoé National Park, 8°45′N, 3°47′W, 4 Sep. 1994, leg. M.-O. Rödel.

Paratypes: SMNS 8454–1–4, 4 specimens: same locality and collector as holotype; SMNS 8454–1: 92 mm SVL, 15 Aug. 1992; SMNS 8454–2: 84 mm SVL, 2 Sep. 1992; SMNS 8454–3: 62 mm SVL, 18 Apr. 1993; SMNS 8454–4: 116 mm SVL, 31 Aug. 1994.

Etymology

The species is named for its white ventral colouration; *albus* (Latin) = white; *venter* (Latin) = belly.

Diagnosis

A small *Leptotyphlops* belonging to the *longicaudus*-group, with a discrete prefrontal separating the rostral from the supraocular, one anterior and one posterior supralabial, 5 infralabials, temporal not enlarged, total mid-dorsal scales 165–208, tail long, with 10 scale rows and 26–30 subcaudals, and the colouration brown above, unpigmented white below.

Description

A small species with the largest specimen known only reaching 128 mm (holotype), tail relatively long (tail length in the holotype 20 mm). Tail length in TL 6.4 (6.1.–8.8, $\bar{x} = 7.18$, $n = 5$); body diameter in TL 51.2 (41.3–51.2, $\bar{x} = 45.38$, $n = 5$).

Body cylindrical, head as wide as body. Snout rounded, projecting over the mouth. Rostral scale visible from above, rather small and subtriangular, apex rounded, not reaching to level of anterior margin of eyes. Supraoculars present, separated by the prefrontal from each other and from the rostral. Nasal horizontally divided by a suture transversing the nostril in a small infranasal which is bordering the lip, and in a supranasal that is twice as high as the infranasal (in lateral view). Two supralabials, the anterior situated between the infranasal and the ocular, the posterior behind the ocular, bordering the lip posteriorly. The infranasal is higher (in lateral view) than the anterior supralabial; both are nearly equal in width. The posterior supralabial is almost twice as wide as the anterior labial. Labial border of ocular

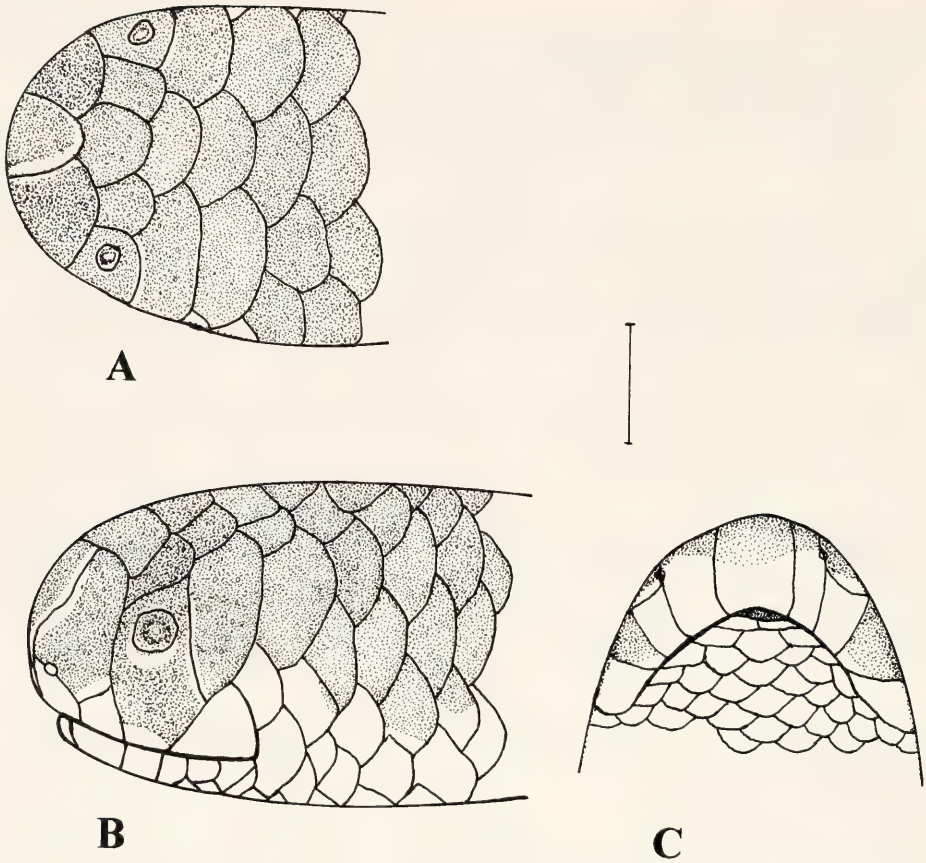


Fig. 1. *Leptotyphlops albiventer* n. sp., holotype, (SMNS 8454–5); head. – A. Dorsal view; – B. lateral view; – C. ventral view. – Scale bar: 1 mm.

subequal in width to posterior supralabial. Four median scales on head behind the rostral (prefrontal, frontal, interparietal, interoccipital). Prefrontal aproximately as long as wide, the other scales wider than long. The ocular is the largest scale on the head, followed by the little smaller parietal and the occipital. Eyes clearly visible. The rather small temporal scale is situated in between posterior supralabial, parietal and occipital. The anterior head scales are loosely pitted. Five infralabials; mental absent.

Body scales cyclohexagonal on dorsum and venter, in 14 rows around the body. Total dorsals 208 (165–208, $\bar{x}$ = 185.6, n = 5). A large undivided preanal scale covers the anus. Subcaudal scales 30 (26–30, $\bar{x}$ = 28.04, n = 5). Subcaudals slightly wider and shorter than the surrounding scales. 10 scales rows around the mid-tail. Tip of tail covered by a sharply pointed conical scale. Dorsal tail scales identical to dorsals on body.

Colour in preserved species: There is a sharp demarcation between dorsum and venter. 7–8 of the dorsal scale rows are brown to light brown, and 6–7 ventral scale rows are white to dirty white. Each mid-dorsal scale with a darker basal area. Most head scales uniform brown, but lower part of the upper lip and area below the eye

white. A small unpigmented zone on both sides of the suture between rostral and nasal; suture between ocular and parietal also unpigmented.

Colour in life: brown to dark fleshy above, unpigmented (white) below.

Habitat

The specimens of the type series were found in a bush-tree savanna, and in a gallery forest at an altitude of at least 250 m above sea level. The holotype and the paratype SMNS 8454–4 were caught on the ground of the gallery forest. SMNS 8454–1 was found on a termite hill of *Macrotermes bellicosus*, SMNS 8454–2 besides the hill. SMNS 8454–3 was collected in a pitfall trap in the savanna near a temporary pond.

Range and distribution

The new species is as yet known from a few localities in an area of 60 km^2 at the south-eastern edge of the Comoé National Park, north-eastern Ivory Coast, West Africa. However, the range is probably not restricted to the Comoé National Park. Because of the hidden burying life of the species, it is rarely collected.

4. Comparison with related species (Tab. 1)

The *longicaudus*-group (sensu HAHN, 1978) contains the following species, which are all living in Africa: *Leptotyphlops boulengeri* (Boettger in Voelzkow, 1913), *L. cairi* (Duméril & Bibron, 1844), *L. longicaudus* (Peters, 1854), *L. narirostris* (Peters, 1867), *L. nigricans* (Schlegel, 1839) [including *L. emini* (Boulenger, 1890)], *L. perreti* Roux-Estéve, 1979, *L. reticulatus* (Boulenger, 1906), and *L. wilsoni* Hahn, 1978. The group is characterized by a rounded snout, a discrete prefrontal separating the supraocular from the rostral, a long tail with 10 scale rows around its middle, a divided nasal, and one anterior supralabial. *Leptotyphlops albiventer* n. sp. is a member of this group and differs from the other species in the combination of a low number of total dorsals (165–208) and a white belly.

The East African species *Leptotyphlops longicaudus* differs from *L. albiventer* n. sp. in its higher number of total dorsals (265–325) and subcaudals (34–58).

Leptotyphlops narirostris from West Africa has a darker ventral colouration than *L. albiventer*, a large temporal that is as high as the ocular bordering the lip behind the posterior supralabial, six infralabials, and 194–231 total dorsals (authors' observations).

The South African *Leptotyphlops nigricans* differs from *L. albiventer* in its uniform brown to black colouration, a larger rostral and a supraocular that is as large as the prefrontal or larger, and 199–289 mid-dorsal scales (BROADLY & WATSON, 1976; authors' observations).

Leptotyphlops emini from Eastern and Central Africa resembles *L. nigricans* in most characters. Some authors synonymized *L. emini* with *L. nigricans* (BROADLY & WATSON 1976, HAHN 1978, ROUX-ESTÉVE 1979). We have studied a collection of *L. emini* from Tanzania (ZMB), and were not able to distinguish the two nominal species. In the examined *L. „emini"* the supraocular is not significantly larger than in *L. nigricans*. This would be the discriminating character in MEIRTE's key (MEIRTE 1992). The number of total dorsals (204–214) in *L. „emini"* from Tanzania (ZMB)

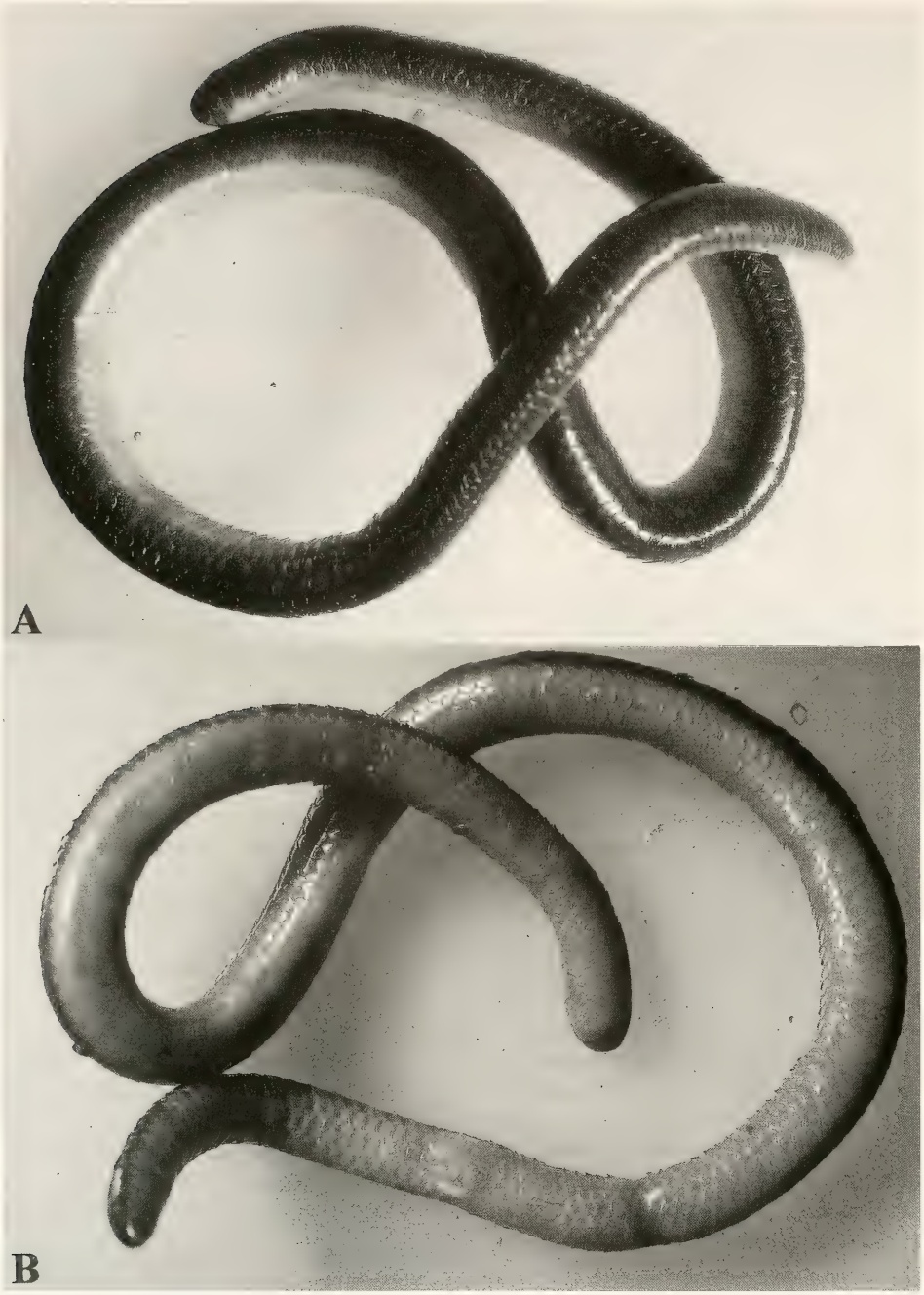


Fig. 2. *Leptotyphlops albiventer* n. sp., holotype, (SMNS 8454–5). – A. Dorsal view; – B. ventral view.

Table 1. Counts of body scales and measurements [in mm] of *Leptotyphlops* spp.

Leptotyphlops-species	total length	tail length	Tail in TL	total dorsals	sub-caudals	body diameter in TL	scales around midtail
L. albiventer SMNS 8454–5 (holotype)	128	20	6.4	208	30	51.2	10
L. albiventer SMNS 8454–1	92	12	7.6	194	28	46.0	10
L. albiventer SMNS 8454–2	84	12	7.0	166	26	42.0	10
L. albiventer SMNS 8454–3	62	7	8.8	165	30	41.3	10
L. albiventer SMNS 8454–4	116	19	6.1	195	28	46.4	10
L. longicaudus ZMB 4827 (holotype)	190	22	8.63	324	41	76	10
L. longicaudus ZMB 4827	135	12	11.25	270	38	75	10
L. „longicaudus“ = *L. nigricans* MNHN 19232–118	126	11	11.4	250	32	71.6	10
L. narirostris BMNH 65.53.61	193	21	9.1	231	27	48.2	10
L. narirostris BMNH 1922.10.12–1	62	10	6.2	194	30	41.3	10
L. narirostris BMNH 1922.10.12–2	63	7	9.0	208	9.0	45.0	10
L. „nigricans“ = *L. scutifrons merkeri* ZMB 9245	122	11	11.0	247	28	53.0	12
L. „nigricans“ = *L. scutifrons merkeri* ZMB 53613	171	14	12.2	231	27	60.0	12
L. „nigricans“ = *L. scutifrons merkeri* ZMB 53612	159	12	13.2	225	27	53.0	12
L. nigricans SMNS 2518	101	9	11.2	234	27	40.4	12
L. „emini“ ZMB 24968	145	11	13.2	214	23	58.0	10
L. „emini“ ZMB 24970	127	10	12.7	204	25	57.7	10
L. „emini“ ZMB 24972	117	12	9.7	204	28	55.7	10
L. „emini“ ZMB 53615	117	10	11.7	208	25	58.5	10
L. „emini“ ZMB 53616	100	12	8.3	212	24	47.6	10
L. „emini“ = *L. scutifrons* ZMB 26847	92	9.5	9.7	205	25	57.5	10
L. brevicaudus BMNH 1929.4.28–1	166	5	33.2	277	18	72.2	10

are lower than in *L. nigricans* (234) from South Africa (authors' observations, but see the data of *L. nigricans* in Broadley & Watson 1976). One specimen from East Africa, determined from the MNHN (Paris) as *L. longicaudus*, has all characters of *L. nigricans* (= *L. emini*): belly brown, total dorsals 250, subcaudals 32, rostral reaching level of anterior border of eye, supraocular as large as prefrontal. Tail shorter than in *L. longicaudus* (see table 1). We agree with Broadly & Watson (1976), Hahn (1978), Roux-Estève (1979), and Welch (1994) that *L. nigricans* and *L. emini* are conspecific, and the former name has priority over the latter.

Leptotyphlops perreti from Cameroon has a higher number of total dorsals (291–302) and subcaudals (49–51) than *L. albiventer* n. sp.

The endemic *L. boulengeri* from Manda and Lamu Islands (Kenia) is distinguished from *L. albiventer* by its stout body from (body diameter 29.9 in TL; 41.3–51.2 in TL in *albiventer*) (Hahn 1978).

Leptotyphlops cairi from northeastern Africa differs from *L. albiventer* in having divided occipitals, a larger rostral, and the first supralabial only reaching one quarter of the size of the second (Hahn 1978, Meirte 1992).

Leptotyphlops reticulatus from Somalia is distinguished from *L. albiventer* by having an anterior supralabial equal to or higher than the infranasal, and a discrete black and white reticular colour pattern (Hahn 1978, Meirte 1992).

Leptotyphlops wilsoni from Socotra Island has more total dorsals (287–300), more subcaudals (47–49), and a shorter tail than *L. albiventer* (HAHN 1978).

The West Africa species *Leptotyphlops bicolor* and *L. sundevalli* have two anterior supralabials. In the latter the second supralabial is very high, touching the supraocular.

Leptotyphlops brevicaudus has a very high tail in total length ratio of 33.2 (authors' observations). The tail reaches at most one fifth of the total length (MEIRTE 1992).

5. References

BROADLEY, D. G. & G. WATSON (1976): A revision of the Worm Snakes of south-eastern Africa (Serpentes: Leptotyphlopidae). – Occ. Pap. natl. Mus. Rhod., (B)**5**(8): 465–510; Salisbury.

HAHN, D. E. (1978): A brief review of the genus *Leptotyphlops* (Reptilia, Serpentes, Leptotyphlopidae) of Asia, with description of a new species. – J. Herpetol. **12**(4): 477–489; Athens.

MEIRTE, D. (1992): Clés de détermination des serpentes d'Afrique. – Annls Mus. r. Afr. cent. (Zool.) **267**: 1–152; Tervuren.

RÖDEL, M.-O., K. GRABOW, C. BÖCKHELER & D. MAHSBERG (1995): Die Schlangen des Comoé Nationalparks, Elfenbeinküste (Reptilia: Squamata: Serpentes). – Stuttg. Beitr. Naturk. (A) **528**: 1–18; Stuttgart.

ROUX-ESTÉVE, R. (1979): Une novelle espèce de *Leptotyphlops* (Serpentes) du Cameroun: *Leptotyphlops perreti*. – Revue suisse Zool. **86**(2): 463–466; Genève.

VILLIERS, A. (1975): Les serpents de l'Ouest Africain. – Initations et études africaines. No. 2. 3e Ed. 195 pp.; Dakar (Nouvelles éditions africaines, Université Dakar).

WELCH, K. R. G. (1994): Snakes of the world, a checklist, 2. Boas, Pythons, Shild-tails and Worm Snakes. – 89 pp.; Bristol (Research and Information Limited KCM Books).

Authors' addresses:

Dr. JAKOB HALLERMANN, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Museum Schloss Rosenstein, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, and

Dipl.-Biol. MARK-OLIVER RÖDEL, Theodor-Boveri-Institut für Biowissenschaften, Biozentrum, Zoologie III, Am Hubland, D-97074 Würzburg, Germany.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QH
5
S932
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 533	75 S.	Stuttgart, 30. 11. 1995

Zeigerwerte der Phanerogamen-Flora von Naxos (Griechenland). Ein Beitrag zur ökologischen Kennzeichnung der mediterranen Pflanzenwelt*)

Indicator Values of the Vascular Plant Flora of Naxos (Greece). A Contribution to an Ecological Characterization of the Mediterranean Plant Life

SMITHSONIAN
AUG 13 1996
LIBRARIES

Von Niels Böhling, Stuttgart

Mit 8 Abbildungen und 8 Tabellen

Summary

For the geoecologically well differentiated, floristicly rich, central Aegean island of Naxos an indicator value system has been developed, as a first proposal for the mediterranean flora. This system is based on an empiric-heuristic evaluation of the ecological behaviour of plants along site gradients in the sense of an ordination. As a basis serve a floristic database, vegetation samples, site investigations, life forms and distribution types, which rest on several years of field work as well as literature records. The procedure is:

1.) Definition of indicator values depending upon the indicator properties of the plants and upon the given geoecological features of Naxos,
2.) setting of ecological indicator plant groupings containing characteristic species or types (more frequent species with small ecological amplitudes), and
3.) assignment of an indicator function to a species, if a clear site maximum in one indicator value class is existent and the ecological amplitude is not extending beyond the neighboring classes, or
4.) classification as "indifferent".

The result is an indicator scale with four units concerning warmth supply and salt stress as well as the tolerance of grazing and burning, the latter two for a group of more abundant perennials only. Beside this a classification of the ecological behaviour regarding soil reaction (with five units) as well as site moisture (with eight units) is proposed. 1084 taxa have been treated in this way. Life forms and distribution types of species are added to the tabulation of indicator values.

*) Erweiterte und überarbeitete Fassung von Böhling (1994: 113–145, 235–247).

These indicator values, which have a comparatively confined definition, allow ecological site mapping on the base of phytoindication by criteria of dominance.

Key words: Naxos, Greece, mediterranean, indicator values, Zeigerwerte, warmth, moisture, soil reaction, salt stress, grazing, fire, life forms, phytogeographic distribution.

Zusammenfassung

Für die landschaftlich vielgestaltige, floristisch reiche, zentralägäische Insel Naxos wird, erstmals für eine mediterrane Regionalflora, ein Zeigerwertsystem vorgestellt. Dieses basiert auf einer empirisch-heuristischen Bewertung des ökologischen Verhaltens der Pflanzen entlang von Standortgradienten im Sinne einer Ordination. Als Grundlagen dienen eine floristische Datenbank, Vegetations- und Standortaufnahmen sowie Lebensform- und Arealtypen, die auf mehrjähriger Geländearbeit und Literaturangaben beruhen. Die Vorgehensweise ist dabei folgende:

1. Festlegung von Zeigerwertdefinitionen in Abhängigkeit von den Zeigereigenschaften der Pflanzen und den auf Naxos gegebenen naturräumlichen Differenzierungsmöglichkeiten,
2. Bestimmung von Leitarten oder Typen als ökologische Zeiger-Gruppen (häufigere Arten mit sehr engen ökologischen Amplituden), und
3. Zuordnung einer Indikatorfunktion, wenn ein eindeutiger Standortschwerpunkt in einer Zeigerwertklasse vorliegt und die ökologische Amplitude sich nicht über die jeweils benachbarte Klasse hinaus erstreckt, oder
4. Kennzeichnung als „indifferent".

Als Ergebnis resultiert eine 4-stufige Zeigerwertskala bezüglich Wärmeversorgung und Salzeinfluß sowie der Beweidungs- und Feuertoleranz, letztere für eine Auswahl der häufigeren perennen Pflanzenarten. Außerdem wird sowohl eine 5-stufige Klassifikation des ökologischen Verhaltens in Hinblick auf die Bodenreaktion, als auch eine 8-stufige Klassifikation hinsichtlich der Feuchteversorgung vorgestellt. 1084 Taxa wurden auf diese Weise bewertet. Ergänzt wird die tabellarische Zeigerwertübersicht durch die Angabe der Lebensform- und Arealtypen der Pflanzen.

Mit den so entwickelten, vergleichsweise enger gefaßten Zeigerwerten konnten bereits ökologische Standortkartierungen auf phytoindikatorischer Basis unter Zugrundelegung von Dominanzkriterien durchgeführt werden.

Inhalt

1. Einführung . . . 3
   1.1. Grundlagen der Phytoindikation . . . 3
   1.2. Zur Entwicklung und Anwendung von Zeigerwerten . . . 5
   1.3. Möglichkeiten und Problematik des Arbeitens mit Zeigerwerten . . . 6
2. Untersuchungsgebiet . . . 7
3. Ableitung von Zeigerwerten . . . 9
   3.1. Vorgehensweise . . . 9
   3.2. Bedeutung und Definition der Zeigerwerte . . . 12
      3.2.1. Wärmezahlen . . . 12
      3.2.2. Feuchtezahlen . . . 15
      3.2.3. Bodenreaktionszahlen . . . 19
      3.2.4. Salzzahlen . . . 22
      3.2.5. Verbißtoleranzzahlen . . . 25
      3.2.6. Feuertoleranzzahlen . . . 28
4. Typisierung von Lebensform und Areal . . . 30
   4.1. Lebensformtypen . . . 32
   4.2. Arealtypen . . . 32
5. Übersicht der Zeigerwerte, Lebensform- und Arealtypen . . . 32
   5.1. Zeichenerklärungen . . . 32
   5.2. Tabellarische Übersicht . . . 36
6. Literatur . . . 70

1. Einführung

Während für Mitteleuropa effektive, ökologische Raumgliederungen auf der Grundlage von Zeigerwerten seit längerem mit Erfolg durchgeführt werden, mangelt es bezüglich der Mittelmeerflora, speziell der griechischen, bereits oft an entsprechendem Grundlagenwissen bezüglich der Standortansprüche der Pflanzen. Erstmals für eine mediterrane Regionalflora soll hier ein auf die Verhältnisse der zentralägäischen Insel Naxos zugeschnittenes, umfassendes Zeigerwertsystem vorgestellt werden, das in den Jahren 1989 bis 1995 entwickelt wurde. Es dient dem Zweck einer ökologischen Standortklassifikation und -bewertung mit Hilfe von Zeigerpflanzen (BÖHLING 1994). Insbesondere hinsichtlich der Wiederbewaldung (Möglichkeiten, Baumartenwahl) oder der landwirtschaftlichen Anbauplanung (Ausdehnungsmöglichkeiten bestimmter Kulturen, Einführung neuer Nutzpflanzen) vermag dieses System als Grundlage zu dienen und wichtige Entscheidungshilfen für die Praxis zu liefern.

Außerdem wird hiermit ein erster Überblick über die spontane Farn- und Blütenpflanzenflora der größten und höchsten zentralägäischen Insel geliefert.

Die botanische Nomenklatur und systematische Abgrenzung richtet sich nach der „Med-Checklist" (GREUTER et alii 1984, 1986, 1989), soweit sie erschienen ist, der „Flora Europaea" (TUTIN et alii 1964–1980, 1993) und zahlreichen kleineren, systematischen Bearbeitungen jüngeren Datums (siehe BÖHLING 1994: 215–219) sowie dem „Internationalen Code der botanischen Nomenklatur" (GREUTER & HIEPKO 1995). Aus Gründen der Platzersparnis werden Autorennamen weggelassen (siehe aber BÖHLING 1994: 220–234), und in den Tabellen des Textteils das Art-Epitheton im Namen von Unterarten durch einen „*" ersetzt. Der vollständige Name ist in Kap. 5.2. aufgeführt.

Für die Überprüfung oder Bestimmung kritischen Materials möchte ich mich bedanken bei Dr. E. BERGMEIER, Kopenhagen (*Valerianella microcarpa*), Dr. G. DAHLGREN, Lund (*Ranunculus* Subgen. *Batrachium*), Prof. F. EHRENDORFER, Wien (*Asperula*), G. GOTTSCHLICH, Tübingen (*Hieracium*), Prof. W. GREUTER, Berlin (*Silene sartorii*), N. KILIAN, Berlin (*Leontodon*), Dr. P. LASSEN, Lund (div. *Leguminosae*), Prof. G. PHILIPPI, Karlsruhe (*Crepis capillaris, Parietaria officinalis*), Dr. A.J. RICHARDS, Newcastle upon Tyne (*Taraxacum*), Dr. N.K.B. Robson, London (*Hypericum*), Prof. H. SCHOLZ, Berlin (div. *Gramineae*), Prof. S. SNOGERUP, Lund (div. Taxa), Prof. F. SPETA, Linz (div. *Hyacinthaceae*) und Prof. A. STRID, Kopenhagen (*Dianthus*), insbesondere jedoch bei Herrn Dr. Th. RAUS, Berlin. Die floristischen Ergebnisse seiner Naxos-Reise stellte mir dankenswerterweise Herr H. KALHEBER, Runkel, zur Verfügung.

Herrn Prof. S. SEYBOLD, Stuttgart, danke ich dafür, daß ich die Naxos-Arbeit im Rahmen meiner Tätigkeit am Naturkundemuseum fortsetzen konnte. Nicht zuletzt gilt mein Dank Herrn Dr. W. SEEGER für die Sorgfalt und Hilfe hinsichtlich der Druckvorbereitungen, sowie der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG), Bonn, für die Finanzierung einer weiteren Forschungsreise.

1.1. Grundlagen der Phytoindikation

Pflanzen können als Bioindikatoren oder Standortweiser fungieren, wenn (und weil) sie auf Änderungen von Umweltparametern reagieren. Jede Pflanzenart hat bezüglich der einzelnen Standortfaktoren ein spezifisches Verhalten, das sich in ihrer physiologischen und ökologischen Amplitude äußert. Das physiologische Verhalten spiegelt die Reaktion auf die Ausprägung eines Standortfaktors bei fehlender Konkurrenz durch andere Taxa wider. Es kann in Kulturversuchen ermittelt werden. Hierbei zeigen sich die besten Wuchsleistungen, also das physiologische Optimum, in der Regel bei mittlerer Ausbildung eines Umweltfaktors.

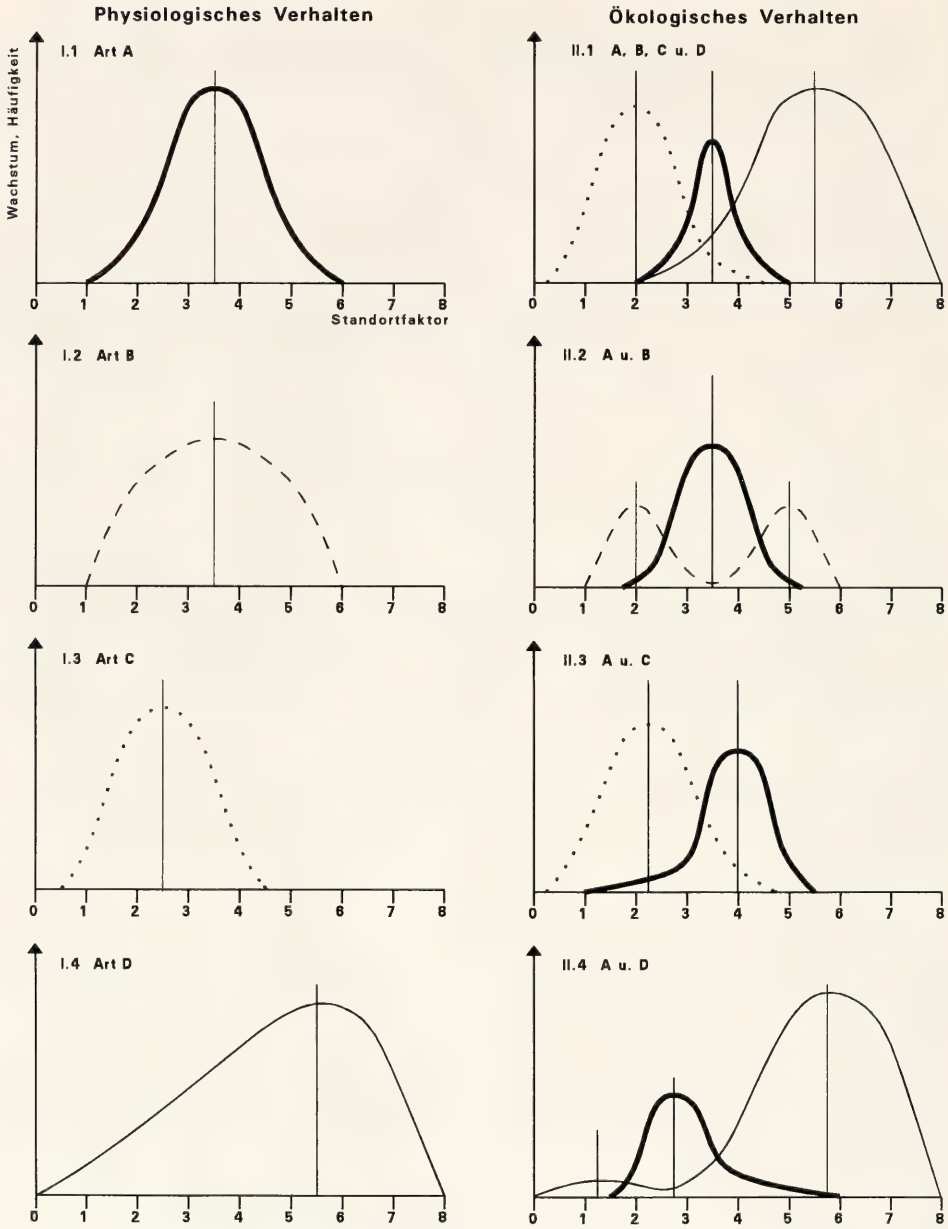


Abb. 1. Physiologische und ökologische Amplituden bei unterschiedlichen Konkurrenzverhältnissen (Kap. 1.1.). – Links: Physiologische Amplituden der Arten A, B, C und D; – rechts: Sich unter verschiedenen Konkurrenzbedingungen ergebende ökologische Amplituden oder Präsenzbereiche.

Fig. 1. Physiological and ecological amplitudes under different conditions of competition (chapter 1.1.). – Left: Physiological amplitudes of the species A, B, C and D; – right: Ecological amplitudes or ranges at different conditions of competition.

In der Natur kommen Pflanzenarten jedoch meistens nicht allein vor, sondern mehrere Arten treten bei der Besiedlung eines Wuchsortes miteinander in Konkurrenz. Unter diesen ökologischen Bedingungen zeigen viele Arten ein von ihrem physiologischen Verhalten beziehungsweise ihren physiologischen Ansprüchen abweichendes ökologisches Verhalten. Je nach Anzahl und Konkurrenzkraft der Wettbewerber am Wuchsort kann die Amplitude eingeengt oder zweigipflig sowie das Optimum reduziert oder verschoben werden (siehe Abb. 1; vergleiche WALTER 1951: 23, SCHUBERT 1985: 14, JÄGER 1987: 353).

Nach der Weite des ökologischen Präsenzbereiches werden euryöke Arten mit breiter ökologischer Amplitude und stenöke Arten mit enger ökologischer Amplitude unterschieden. Letzte stellen besonders gute Phytoindikatoren dar, da sie bereits geringfügige Standortunterschiede durch Veränderungen in ihrer Häufigkeit und Vitalität anzeigen (vergleiche STIPPROWEIT 1985).

1.2. Zur Entwicklung und Anwendung von Phytoindikatoren

Die Ableitung von Standortbedingungen über Zeigerpflanzen hat besonders für land- und forstwirtschaftliche Zwecke eine lange Tradition (TROMMER 1853, CLEMENTS 1920, IVERSEN 1936). LINSTOW (1929) stellte eine Übersicht bodenanzeigender Pflanzen zur Rohstoffprospektierung zusammen. Erfolge bezüglich der Kartierung geologischer Substrate verzeichnet die russische Indikator-Geobotanik (PREOBRAZEHENSKAYA 1965, MOSKALENKO et alii 1965) und in den USA ist die Vegetationsanalyse die Standardmethode zur Standortkartierung (GLAWION 1989: 80). In Mitteleuropa hat die vegetationskundliche Methodik im Rahmen der kombinierten Verfahren der forstlichen Standortkartierung große Bedeutung (KRAUSS, HORNSTEIN & SCHLENKER 1949, HARTMANN 1953, SCHÖNHAR 1954, SCAMONI 1966, ELLENBERG 1967, ASTHALTER 1980, NUSSBAUMER 1982).

Das erste quantitativ auswertbare System zur Standortansprache über Zeigerpflanzen wurde von ELLENBERG (1950, 1974, 1979, 1992) entwickelt, der zunächst (1950) 244 Ackerpflanzen fünfstufige Temperatur-, Kontinentalitäts-, Reaktions-, Stickstoff- und Wasserhaushaltswerte zuordnete. Die Flora größerer Gebiete umfassende Zusammenstellungen folgten später (ZOLYOMI et alii 1967, ELLENBERG 1974, 1979, 1992, LANDOLT 1977, LOOPSTRA & MAAREL 1984, ZARZYCKI 1984, VEVLE 1985, FRANK et alii 1989, 1990), wobei ELLENBERG (1974) eine in der Regel neunstufige Zeigerwertskala einführte. Es erweist sich, daß die Zeigerwerte von ELLENBERG über den räumlichen Rahmen Mitteleuropas hinaus auf Skandinavien, Großbritannien (THOMPSON et alii 1993), Polen und Ungarn übertragbar sind. "It appears that species are more robust and durable entities than is often thought" (THOMPSON et alii 1993: 287).

CELESTI GRAPOW & PIGNATTI (1993) beschäftigen sich mit Fragen der Übertragbarkeit der ELLENBERGschen Zeigerwerte auf die Stadtflora von Rom und weisen erstmals Arten einer mediterranen Flora eigene Zeigerwerte nach dem ELLENBERG-System zu. Dabei wird darauf hingewiesen, daß die Zeigerwerte ELLENBERGS weiterhin ausgedehnt werden könnten: Einerseits für weitere Standortfaktoren wie etwa Sensibilität in Bezug auf Feuer, andererseits für Zustände, die es in Deutschland nicht gibt, etwa bei den Temperaturwerten.

1.3. Möglichkeiten und Problematik der Phytoindikation

WALTER & BRECKLE (1983: 123) warnen vor der Anwendung der „perfektionistischen Zeigerwerte" von ELLENBERG und empfehlen, „dem Zeigerwert von Einzelpflanzen sehr kritisch" gegenüber zu stehen. Auch ELLENBERG selbst (1992: 25 f.) weist auf die Notwendigkeit einer Überprüfung der regionalen Gültigkeit und einer Nacheichung seiner Zeigerwerte hin.

Bereits SCHMITHÜSEN (1968: 89) sieht in „Zeigerpflanzen" ein vielschichtiges und schwieriges Problem, „insbesondere weil das Zusammenspiel der verschiedenen Kräfte Bindungen an bestimmte Standortfaktoren vortäuschen kann, die sich bei näherer Untersuchung als mittelbare Wirkungen von oft nur lokaler Bedeutung oder als nur in bestimmten Pflanzengesellschaften zutreffend erweisen".

Die Verwendung von Pflanzen zur Standortanalyse kann durch unterschiedliche Konkurrenzbedingungen, Ökotypenbildung und dadurch, daß sie in der Regel auf mehrere Faktoren gleichzeitig reagieren, eingeschränkt werden (Abb. 1). In einer veränderten Wettbewerbssituation kann sich daher sowohl das ökologische Optimum als auch die entsprechende Amplitude verschieben. Zudem ist es möglich, daß ein Umweltfaktor durch einen anderen substituiert wird. Die genannten Probleme relativieren sich aber dann, wenn ein florengeographisch einheitlicher, kleiner räumlicher Ausschnitt wie Naxos zugrunde gelegt wird. In diesem Moment können auch großräumig als indifferent einzustufende Sippen mit lokalen Zeigerwerten belegt werden (siehe auch TER BRAAK & GREMMEN 1987, BÖHLING 1995).

Anlaß zu Diskussionen gibt die Vorgehensweise bei der Zuweisung von Zeigerwerten gemäß ELLENBERG, die in der Beurteilung als eines „Satzes unbewiesener Hypothesen" (WIEGLEB 1986: 373) gipfeln, da sie mathematisch-statistisch nicht überprüfbar seien. Zumindest zum gegebenen Zeitpunkt ist aber die Meßbarkeit und die Berechnung von ökologischen Komplex-Größen wie der Feuchteversorgung eines Standortes nur in grober Annäherung möglich. Daher ist eine „Auswertung ökologischer Reihen durch Aufnahmen oder Beobachtungen im Gelände . . . zwar in mathematischer Sicht bedenklich, aber doch immer noch das beste Mittel zur pflanzengemäßen Abstufung der Wasserversorgung am Standort" (ELLENBERG 1992: 16)[1]). Außerdem wirkt auf die Pflanze als solche in der Regel ein sich räumlich differenzierender Standortfaktoren-Komplex ein, der durch monokausale Ursache-Wirkung-Beziehungen nur selten beschrieben werden kann[2]). „Bei der rechnerischen Behandlung biologischer Erscheinungen[3]) muß man stets Zugeständnisse machen

[1]) Die Frage, ob Zeigereigenschaften von Phytoindikatoren auf einem kausalen oder „nur" statistischen Zusammenhang basieren, erscheint im Hinblick auf die Anwendung der Phytoindikation sekundär.

[2]) Zeigerwerte auf der Basis statistischer Berechnungen wurden von PÜLSCHEN (1990) entwickelt und stellen eine rechnerische Umsetzung der traditionellen Methodik unter Einsatz eines deskriptiv geprägten Verfahrens einfaktorieller Gradientenanalysen dar. Dabei sind Transformationen der Daten und die Festsetzung einer Grenzstetigkeit notwendig. Komplexe Größen wie eine Feuchte- oder Temperaturzahl werden nicht errechnet, sondern sind in „Höhenlagen-Zeigerwerten, HLZ" enthalten. Dies mag als Ausdruck für die Schwierigkeiten einer mathematischen Untermauerung von Zeigerwerten gesehen werden (siehe auch LANDOLT 1977: 7).

[3]) An dieser Stelle soll darauf hingewiesen werden, daß die Voraussetzungen vieler mathematisch-statistischer Verfahren (zum Beispiel Normalverteilung, Linearität) bei natürlichen Zusammenhängen oft nicht gegeben sind, und diese Methoden häufig auf der Wahrscheinlichkeits- oder Zufallsrechnung basieren, also auch nichts „beweisen", sondern Abhängigkeiten als „überzufällig" lediglich wahrscheinlich machen.

und sich oft mit groben Orientierungen begnügen, wie sie durch die Zeigerzahlen . . . möglich sind" (ELLENBERG 1992: 48).

Bei der Entwicklung eines Zeigerwertsystems im herkömmlichen Sinne, das, aufgrund der notwendigen Klassifikation, systemimmanent generalisierend zusammenfaßt beziehungsweise vereinfacht, wird die Nutzung von den Pflanzen inhärenten Indikatoreigenschaften teilweise sogar eingeschränkt: Sippen mit einem zweigipfeligen ökologischen Verhalten müssen als indifferent eingestuft werden. Auch aus dem Fehlen oder der Vitalität von Indikatorpflanzen können Informationen über den Standort gewonnen werden.

Zusammenfassende Diskussionen zur Anwendung von Zeigerwerten, die die Nützlichkeit dieser Methode für landschaftsökologische Untersuchungen unterstreichen, aber vor einem unreflektierenden Gebrauch warnen, finden sich bei DURWEN (1983), BORNKAMM (1987), GLAWION (1989), KOWARIK & SEIDLING (1989) und ELLENBERG (1992). Standortansprachen über Phytoindikatoren sollen keine Messungen ersetzen, sondern die Wirkung eines Komplexes von Parametern wiedergeben (siehe auch KRAUSE 1957, BÖCKER et alii 1983). ZEPP (1991: 15) betont den „notwendigen Dualismus zwischen analytischer und integrativer Erkenntnisgewinnung in der Landschaftsökologie".

„In wenig erforschten Erdräumen . . . mit sehr lückenhaften physisch-geographischen Kartenunterlagen bietet sich oft nur die Möglichkeit, über die Vegetation relativ rasch zu ökologisch-räumlichen Aussagen zu gelangen" (GLAWION 1989: 52). Mit Hilfe der Phytoindikation kann sowohl die biologische Wirkung eines Standortfaktors erfaßt, als auch dessen Wirkung über einen längeren Zeitraum integriert werden.

Neben qualitativen Bewertungsverfahren, die auf der Präsenz von Zeigerpflanzen beruhen, werden quantitative Zeigerwertberechnungen für das gesamte Arteninventar wie gewichtete oder ungewichtete Mittelwerte sowie Modal- oder Medianwerte durchgeführt. Sie ermöglichen einerseits räumliche Standortvergleiche oder Vergleiche zwischen verschiedenen Pflanzengemeinschaften oder Syntaxa, andererseits, im Sinne eines passiven Monitorings, die Dokumentation von Landschaftszuständen und den Nachweis von Umweltveränderungen (siehe zum Beispiel MEISEL 1972, WITTIG & DURWEN 1982, WITTIG et alii 1985, BÖHLING 1992, THOMPSON et alii 1993, VAN DER MAAREL 1993). Damit können Zeigerwerte als Grundlage der Landschaftsplanung dienen (siehe zum Beispiel DURWEN 1982).

Bei Betrachtung der Zeigerwerte als eine „Verschlüsselung" der ökologischen Standortansprüche von Pflanzen stellen sie eine wertvolle Hilfe bezüglich floristischer Forschungen dar.

2. Untersuchungsgebiet

Naxos, größte und landschaftlich vielfältigste Insel der Kykladen (Abb. 2), liegt in einer ähnlichen klimazonalen Position wie Syrakus, Sevilla, Tunis oder Mittel-Kalifornien. Bei einer maximalen Länge von 33 km und einer Breite von 24 km beträgt ihre Größe ca. 442 km^2. Ihr Relief wird von einem SSW-NNE-streichenden, bis zu 1001 m hohen Bergkamm dominiert, der von Marmoren, Gneisen, Graniten und Schiefern aufgebaut wird. Die klimatische Wasserbilanz umfaßt den Bereich von semiarid (mit Tendenz zu arid) bis humid. Gemäß KÖPPEN ist eine klimatische Charakterisierung als „heißes Steppenklima", „Olivenklima" bis hin zum „Erikenklima"

Abb. 2. Lage des Untersuchungsgebietes innerhalb der phytogeographischen Regionen Griechenlands (STRID 1991). – *Abkürzungen: Cyc*: Kykladen, – *EAe*: Ostägäische Inseln, – *EC*: Ostzentral-Griechenland, – *Iol*: Ionische Inseln, – *KK*: Kreta und Karpathos, – *NAe*: Nordägäische Inseln, – *NC*: Nordzentral-Griechenland, – *NE*: Nordost-Griechenland, – *NPi*: Nördlicher Pindos, – *Pe*: Peloponnes, – *SPi*: Südlicher Pindos, – *StE*: Sterea Hellas, – *WAe*: Westägäische Inseln.

Fig. 2. Position of the investigated area within the phytogeographic regions of Greece (STRID 1991).

möglich. Die aktuelle Vegetation wird von anthropogenen Zwergstrauch- (Phrygana) und Felstrift-Gesellschaften dominiert, aber außerdem kommen unter anderem sogar sowohl *Quercus pubescens, Quercus ilex*- und *Fraxinus ornus*-Bestände als auch Auwälder mit *Alnus glutinosa* und *Salix alba* vor.

3. Ableitung von Zeigerwerten

3.1. Vorgehensweise

Das hier angewandte Verfahren zur Festlegung von empirisch-heuristischen Zeigerwerten für die Gefäßpflanzenflora[4]) von Naxos ähnelt im Prinzip demjenigen von ELLENBERG (zuletzt 1992; siehe auch LANDOLT 1977, HARD & HÜLSMANN 1977): Auf der Basis eingehender Standortaufnahmen, Auswertung der floristischen Datenbank und der Geländeerfahrung wird das ökologische Verhalten zahlreicher Pflanzenarten entlang von Umweltgradienten im Sinne einer Ordination bewertet. Weitere standortökologische Informationen können aus Lebens- und Wuchsformen sowie Literaturangaben gewonnen werden (zum Beispiel DAVIS 1965–1988, TURLAND et alii 1993). Allerdings ist immer abzuwägen, ob gebietsfremde Angaben auf Naxos übertragbar sind.

Als durch die naxiotische Flora gut differenzierbare Faktoren erwiesen sich die Wärme- und Feuchteversorgung, die Bodenreaktion sowie der Salz-, Beweidungs-

[4]) Die Tabelle der Zeigerwerte umfaßt 1004, in den Jahren 1989–1995 vom Autor für Naxos nachgewiesene und durch Exsiccate belegte Gefäßpflanzenarten und -unterarten sowie weitere 80 Sippen aus anderen zur Verfügung stehenden Quellen.

Tab. 1. Gegenüberstellung des Zeigerwertsystems von ELLENBERG (1992) und dem hier vorgestellten (siehe auch BÖHLING 1994).
Tab. 1. Comparison of the indicator value system of ELLENBERG (1992) with the one presented here (see also BÖHLING 1994).

	ELLENBERG (1992)	Vorliegende Untersuchung
Betrachtete Standortfaktoren	Licht, L-Zahl Temperatur, T-Zahl Kontinentalität, K-Zahl Bodenfeuchte, F-Zahl Bodenreaktion, R-Zahl Stickstoffversorgung, N-Zahl Salzkonzentration, S-Zahl Schwermetallresistenz, B,b	Wärme, W-Zahl Feuchte, F-Zahl Bodenreaktion, R-Zahl Salzeinfluß, S-Zahl Beweidungseinfluß, Vt (Verbißtoleranz)-Zahl Feuereinfluß, Ft (Feuertoleranz) -Zahl
Skalenumfang	1 - 9; Ausnahmen: F-Zahl mit den Stufen 1-12 und den Zusatzsymbolen "-" (starker Feuchtewechsel) und "=" (Überschwemmungszeiger) Schwermetallresistenz: 2 Stufen	Wärme-, Salz-, Beweidungs- u. Feuereinfluß: 1 - 4; Bodenreaktion: 1 - 5; Feuchtezahl: 1 - 8 u. die Zusatzsymbole *w* (sehr stark wechselnde Feuchte) u. *g* (gleichmäßige Feuchte)
Geographisches Bezugsgebiet	Mitteleuropa	Naxos
Zahl der bewerteten Gefäßpflanzen-Taxa	2726	1084 *)

*) Vt- und Ft-Zahlen werden nur einer kleineren Auswahl häufigerer, perenner Arten zugewiesen

und Feuereinfluß. Es handelt sich hierbei um maßgeblich vegetationsgestaltende Umweltfaktoren, die zugleich das biotische Landschaftspotential regeln.

Im Gegensatz zu ELLENBERG (1974, 1979, 1992) ist der Skalenumfang der Zeigerwerte hier nicht 9-stufig – eine Ausnahme bildet bereits bei ihm die 12 Stufen umfassende Feuchteskala – sondern umfaßt in Abhängigkeit vom gegebenen Standortspektrum, den Indikationsmöglichkeiten der Pflanzen und dem aktuellen Wissensstand vier bis acht Klassen (siehe Tab. 1). Am weitesten aufgefächert ist wie auch bei ELLENBERG die Feuchtezahl, die acht Stufen aufweist und damit die herausragende Bedeutung der Wasserversorgung unter den natürlichen Standortfaktoren unterstreicht[5]).

Die Salz-, Feuertoleranz- und Verbißtoleranzzahlen bewerten das ökologische Verhalten der Arten relativ. Die Definition der zugehörigen Zeigerwertklassen ist im Vergleich zu den übrigen Standortfaktoren weiter gefaßt. Viele Arten zeigen nicht so enge Bindungen an diese Standortfaktoren, wie es bei den Wärme-, Feuchte- und Reaktionszahlen der Fall ist. Daher muß für eine phytoindikatorische Standortansprache hinsichtlich der Faktoren Salzstreß, Feuer- und Beweidungseinfluß jeweils ein Kollektiv von Zeigerpflanzen herangezogen werden. Währenddessen können Wärme- und Feuchteversorgung sowie Bodenreaktion in der Regel aus dem Vorkommen einzelner oder weniger Zeigerpflanzen abgeleitet werden. Dies bedeutet für hierauf basierende ökologische Standortkartierungen eine große Arbeitserleichterung.

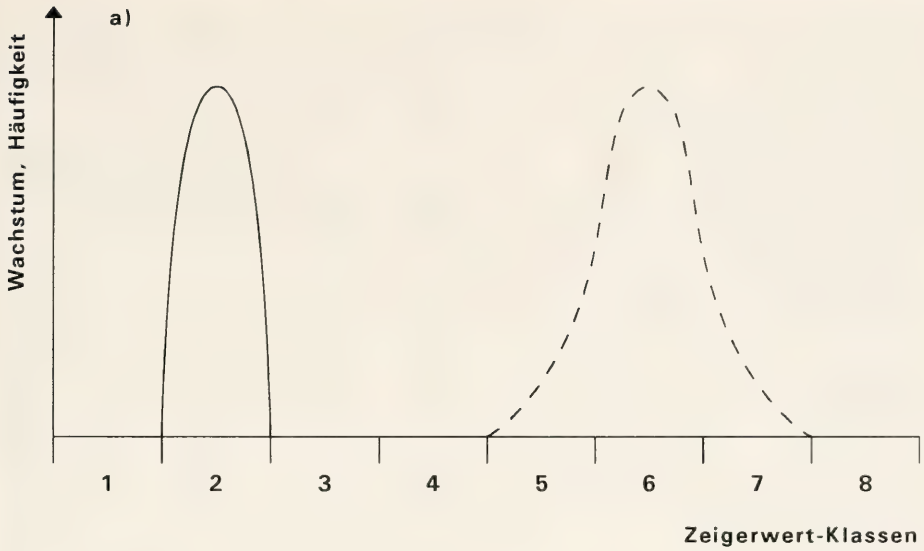
Die Zeigerwert-Definitionen, vor allem diejenigen der Wärme- und Feuchtezahlen, sind möglichst eng gefaßt und erlauben so eine vergleichsweise präzisere Aussage über die Physiotop-Bedingungen. Dennoch können Taxa mit einem gleichen Zeigerwert unterschiedlich weite ökologische Amplituden besitzen. Solche mit schmaler Bandbreite, also besonders gute Indikatorarten, werden als „ökologische Zeiger-Gruppen" in speziellen Tabellen (Kap. 3.2.) exemplarisch, teils lediglich in einer Auswahl, zusammengestellt. Ihr ökologisches Verhalten stimmt also genau mit einem Zeigerwert überein. Hinsichtlich der Ableitung von Zeigerwerten können die Vertreter dieser Gruppen als „Leitarten" oder „Typus" betrachtet werden. Eine besonders charakteristische, häufigere Art ist als namengebendes Taxon durch Unterstreichung hervorgehoben.

Sippen, deren ökologisches Verhalten eine sehr weite Amplitude bezüglich des betrachteten Faktors zeigen, also keinen deutlichen Schwerpunkt haben, werden analog zu ELLENBERG als indifferent mit dem Zeichen „x" ausgewiesen. Ist zum gegebenen Zeitpunkt die Zuordnung eines Indikatorwertes unsicher, wird dies durch einen zusätzlichen Unterstrich „_" kenntlich gemacht (siehe auch ELLENBERG 1992: 67).

Ein Zeigerwert wird nur dann zugewiesen, wenn
- ein eindeutiger Standortschwerpunkt in einer der Zeigerwertklassen vorliegt, und
- die ökologische Amplitude nicht die jeweils größere oder kleinere Zeigerwertklasse überschreitet.

---

[5]) ELLENBERG und PIGNATTI kommen überein, daß die L-(Licht-), F-(Feuchte-), R-(Bodenreaktions-), N-(Stickstoff- oder Nährstoff-) und wohl auch die S-(Salz-) und K-(Kontinentalitäts-) Zahlen von ELLENBERG (1992) auf die Flora Roms, und damit auf mediterrane Verhältnisse, übertragbar sind. Die T-(Temperatur) Zahlen echter mediterraner Pflanzenarten müßten aber größer als T 9 sein (freundliche schriftliche Mitteilung H. ELLENBERG, 12.1.1994).



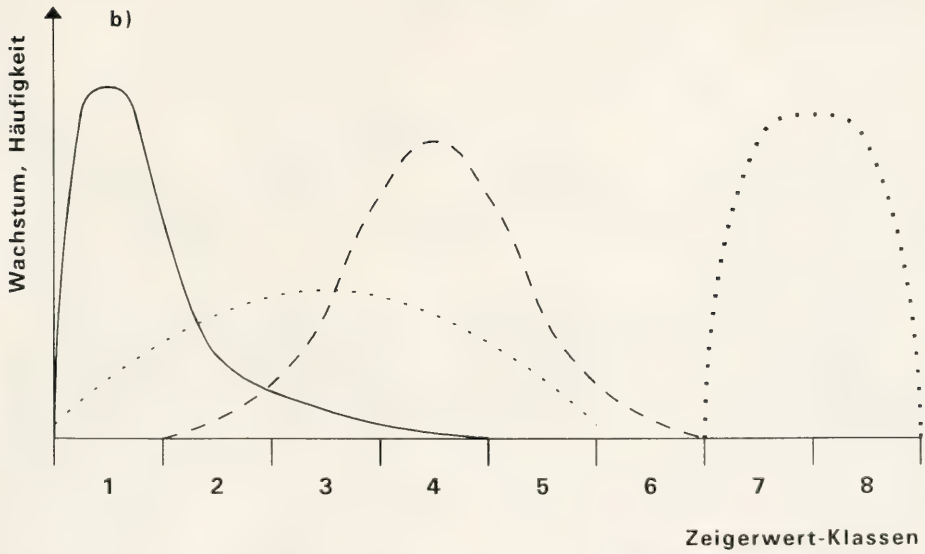


Abb. 3. Schematische Darstellung der Bedingungen einer Zeigerwertzuweisung. – a) Voraussetzungen für Zeigerwertzuweisung sind erfüllt; – b) Einstufung als „indifferent" (x) erfolgt, da die Amplituden zu weit sind oder das Maximum nicht in einer Klasse liegt (Kap. 3.1.).

Fig. 3. Schematical description of the conditions of assigning indicator values. – a) Conditions of assigning an indicator function are given; – b) classification as „indifferent" (x), because the ecological amplitudes are too wide or the maximum is not restricted to one class (chapter 3.1.).

Abb. 3 zeigt schematisch einige Fälle, in denen Zeigerwerte zugeordnet oder indifferentes Verhalten konstatiert wird[6]). Durch die relativ enge Fassung der Zeigerwerte gewinnt einerseits die Zeigerfunktion der Indikatorpflanzen an Schärfe, andererseits müssen relativ viele Arten als indifferent gelten.

Die Aussage der Zeigerwerte bezieht sich auf die während der jeweiligen Aktivitätsphase herrschenden mittleren Verhältnisse in dem von der jeweiligen Pflanze besiedelten Lebensraum. So spiegeln zum Beispiel flachwurzelnde Therophyten die Feuchtebedingungen des von ihnen durchwurzelten Oberbodens, Bäume dagegen die Verhältnisse im Oberboden und Untergrund wider.

Der räumliche Gültigkeitsbereich der in dieser Untersuchung ermittelten Zeigerwerte umfaßt die Insel Naxos. Inwieweit eine Ausdehnung auf den Mittelmeerraum erfolgen kann, muß durch weitere Studien geklärt werden. Zu erwarten ist, daß sich das ökologische Verhalten der meisten naxiotischen Sippen zumindest auf die mittlere und südliche Ägäis übertragen läßt, und zwar auch unter dem Vorbehalt, daß dort andere pflanzengeographische Verhältnisse zu berücksichtigen sind (siehe dazu auch Greuter 1975: 190 f.) und damit veränderte Konkurrenzbedingungen herrschen.

Die vorgestellten Zeigerwerte sollten als ein erster Versuch einer Zusammenstellung verstanden werden, die sicherlich im Rahmen fortführender Untersuchungen ergänzt und zum Teil auch korrigiert werden muß. Auch die Zeigerwerte von Ellenberg sind seit Beginn ihrer Entwicklung 1947[7]) bis in jüngste Zeit, bei weit umfangreicherem Grundlagenwissen, immer wieder verbessert worden.

3.2. Bedeutung und Definition der Zeigerwerte

3.2.1. Wärmezahlen

Der Wärmehaushalt eines Standortes ist von besonderer Bedeutung für die Zusammensetzung der Vegetation. Gerade bei einer Analyse der phänologischen Entwicklung der Pflanzen wird diese Kausalität zwischen Klima und Pflanzenwachstum erkennbar.

Die Aufstellung von Wärmezahlen erfolgt in erster Linie nach dem Vorkommen der Arten in den unterschiedlichen relativen Wärmestufen (Böhling 1994) auf Naxos. Ergänzende Hinweise liefern die vertikale Höhenverbreitung und die Gesamtareale der Arten. So sind Taxa, deren Areal vom Mediterranraum bis in die Tropen hineinreicht, im allgemeinen besonders wärmebedürftig, Sippen, deren Areal sich dagegen von mediterran-montanen Lagen bis in die nördlichen gemäßigten Breiten erstreckt, vergleichsweise weniger wärmebedürftig.

---

[6]) Zeigerwerte werden zum Beispiel dann nicht zugeteilt, wenn Arten zwar auf zwei benachbarte Zeigerwertklassen beschränkt sind, aber in keiner der beiden Klassen ein deutliches Maximum haben (beispielsweise *Anthyllis hermanniae* und *Tamarix hampeana*: W3–4; *Myosotis litoralis* W1–2). In solchen Fällen gelten die Arten als indifferent.
Die Ruderalart *Hirschfeldia incana* hat auf Naxos einen sehr deutlichen Verbreitungsschwerpunkt in der der Wärmezahl 4 (extreme Wärmezeiger) entsprechenden Wärmestufe IV (heiß), kommt aber vereinzelt bis in die der W-Zahl 1 (Mäßigkühle-Zeiger) entsprechende Stufe I (mäßig warm) vor. Obwohl sie einen deutlichen Standortschwerpunkt zeigt, wird sie hier bezüglich der Wärmezahl als indifferent eingestuft. Dagegen hätte die Art im Rahmen anderer Zeigerwertsysteme (Ellenberg 1992, Landolt 1977) wohl einen „Zwischenwert" bekommen.

[7]) Freundliche schriftliche Mitteilung, H. Ellenberg 12.1.1994).

ELLENBERG (1992: 13f.) versucht, „Temperaturzahlen" mit Jahresmittelwerten der Lufttemperatur zu parallelisieren, was in der vorliegenden Untersuchung schon daran scheitern muß, daß für Naxos nur unzureichend Klimadaten vorliegen. Abgesehen davon spielen zweifellos die Extremwerte und der jahreszeitliche Temperaturgang eine sehr wichtige Rolle. Vor allem sind es die winterlichen Tiefsttemperaturen, die die Verbreitung mediterraner Pflanzen einschränken. Verglichen mit der Reihung nach den mittleren Minima des kältesten Monats (m) (nach LE HOUEROU 1977: 222 f.) ergibt sich bei der Frostresistenz ausgewachsener, abgehärteter Pflanzenteile ein gegenläufiges Bild: *Quercus coccifera* (m>5°C) stirbt wie *Pistacia lentiscus* (m>1°C) und *Rhamnus alaternus* (m>3°C) erst bei −18 bis −19°C ab und ist damit frostresistenter als *Ceratonia siliqua* (−11,5°C; m>3°C) oder *Olea europaea* (−7,5°C; m>1°C). Leichte Frostschäden treten bei *Quercus coccifera* ab −3,5°C, bei *Olea europaea* ab −4°C auf (nach LARCHER, in HORVAT et alii 1974: 95). Die Wintertemperaturen können allerdings nicht nur typische Frostschäden auslösen, sondern auch die Assimilation einschränken (LARCHER 1981, MITRAKOS 1982). Zu hohe

Tab. 2. Ökologische Wärme-Zeigergruppen.
Tab. 2. Ecological indicator groups for warmth supply.

W 1, mäßig kühle Wuchsorte:			
Alyssum foliosum	Athyrium filix-femina	Briza humilis	Bupleurum trichopodum
Carum multiflorum	Cephalanthera longifolia	Crepis fraasii	Doronicum orientale
Festuca jeanpertii	Fraxinus ornus	Galanthus ikariae	Hedera helix
Lithospermum sibthorpianum	Papaver purpureomarginatum	Poa timoleontis	Saxifraga hederacea
W 2, mäßig warme Wuchsorte:			
Arabidopsis thaliana	Bellis sylvestris	Cardamine hirsuta	Crataegus monogyna
Euphorbia characias	Galium monachinii	Minuartia * attica	Muscari neglectum
Papaver * lecoqii	Petrorhagia armerioides	Pistacia terebinthus	Ranunculus sprunerianus
Ranunculus thasius	Satureja graveolens	Satureja juliana	Silene cretica
W 3, warme Wuchsorte:			
Anemone coronaria	Asteriscus spinosus	Atractylis gummifera	Bupleurum gracile
Cistus salviifolius	Convolvulus oleifolius	Euphorbia dendroides	Hymenonema graecum
Lavandula stoechas	Opopanax hispidus	Osyris alba	Serapias lingua
Smilax aspera	Symphytum naxicola	Styrax officinalis	Thapsia garganica
W 4, sehr warme Wuchsorte:			
Andryala integrifolia	Atractylis cancellata	Centaurea spinosa	Ceratonia siliqua
Citrullus colocynthis	Daucus involucratus	Echinops graecus	Glaucium flavum
Halocnemum strobilaceum	Hypericum triquetrifolium	Juniperus macrocarpa	Juniperus phoenicea
Limonium sinuatum	Sedum sediforme	Stipa capensis	Teucriuum brevifolium

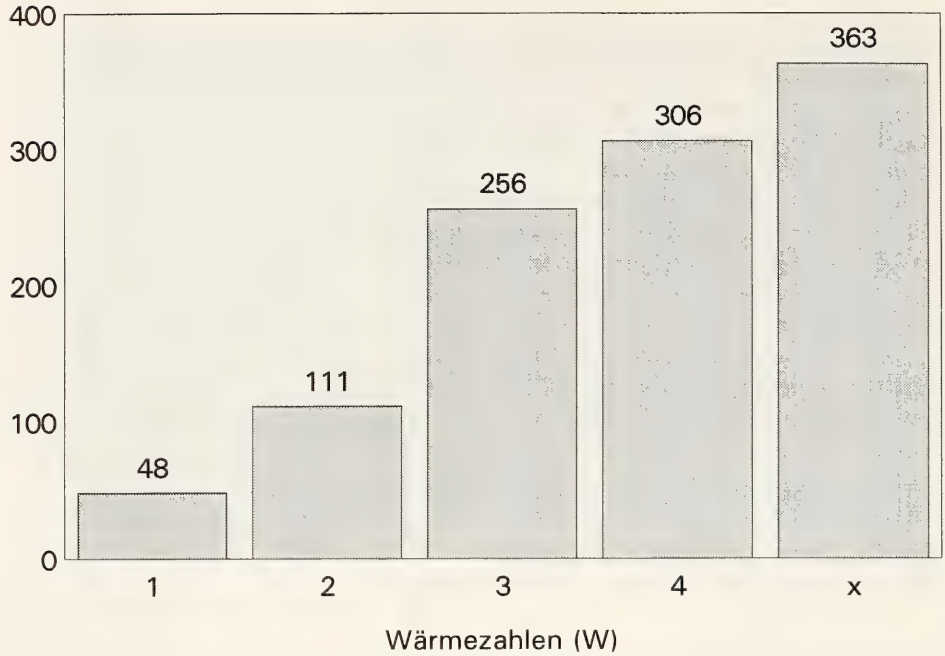


Abb. 4. Häufigkeit der Wärmezahlen der Flora von Naxos.
Fig. 4. Frequency of indicator values concerning warmth supply of the flora of Naxos.

Temperaturen werden dagegen nicht als limitierende Faktoren angesehen, wirken jedoch in der Regel indirekt über Sommertrockenheit.

Für die maritime, lediglich Höhenlagen von 1000 m über NN erreichende Insel Naxos ist es möglich, vier Wärmezahlen (1–4) zu differenzieren, wobei W1 („Mäßigkühle-Zeiger") ungefähr der Temperaturzahl 9 („extremer Wärmezeiger") von Ellenberg entspricht, wie die Beispiele *Quercus ilex* und *Fraxinus ornus* belegen. Das heißt, die naxiotischen Wärmezahlen stellen eine Fortsetzung der Ellenbergschen Temperaturzahlen am oberen Skalenende infolge der höheren Wärmeansprüche dar. Eine Zusammenstellung von Arten mit sehr guten Wärme-Zeigereigenschaften, die als ökologische Zeigergruppen für Standortkartierungsarbeiten besonders geeignet sind, enthält Tab. 2.

Abb. 4 zeigt, daß sich die Anzahl der Taxa einer Zeigerwertklasse ungefähr proportional zur Fläche und Zahl der Standorte mit entsprechender Wärmestufe auf Naxos verhält. Zeiger der relativ kühlsten Lagen sind deutlich seltener (W 1, n=48), da ihre Standorte ebenfalls selten sind, während Zeiger der heißesten Lagen (W 4, n=306) die häufigste Wärmezeiger-Gruppe darstellen, was auf die große Ausdehnung der untersten, heißen Wärmestufe zurückgeführt werden kann. Auf Grund der vergleichsweise engen Definition der Wärmezahlen ist der Anteil der deshalb als indifferent einzustufenden Taxa mit ca. einem Drittel (n=363) im Vergleich zu den anderen Zeigerwerten recht hoch. Durch eine Reduzierung der Zahl der Zeigerwert-Klassen könnte dieser Anteil eventuell verringert werden. Allerdings würde dies einen Verlust an Zeigereigenschaften bedeuten.

3.2.2. Feuchtezahlen

Die Wasserversorgung eines Standortes spielt eine zentrale Rolle für die floristische Zusammensetzung und die Bestandsstruktur mediterraner Vegetationstypen. Zahlreiche Autoren befaßten sich bereits mit diesem Themenkomplex (zum Beispiel SPECHT & MOLL 1983, WESTMAN 1983, RUNDEL 1977, DUNN et alii 1976, MILLER 1982, TERRADAS & SAVE 1992). Gerade dann, wenn zu Beginn des Sommers optimale Wärmebedingungen für die Stoffproduktion gegeben wären, werden die Pflanzen durch die rasch einsetzende Trockenzeit zu einer Vegetationspause gezwungen, da die Niederschläge ausfallen und die Evapotranspiration schnell ansteigt. Im unterschiedlichen Maß von Humidität und Aridität in Verbindung mit den Minimumtemperaturen werden oft die limitierenden abiotischen Parameter für die Verbreitung mediterraner Pflanzenarten und -gesellschaften gesehen (zum Beispiel QUEZEL & BARBERO 1982).

Mit den hier aufgestellten Feuchtezahlen wird der Versuch unternommen, den von den Pflanzen unter Wettbewerbsbedingungen präferierten „standortkundlichen Wasserhaushalt" widerzuspiegeln (Abb. 5), der sich an folgender Standortwasserhaushalts-Gleichung orientiert:

$$N + Z = ETP + A + (R\text{-}B)$$

N : Niederschlag (Regen, Tau, Nebel, Schnee);
Z : Zufluß (oberirdisch, oberflächennah, unterirdisch);
ETP : Evapotranspiration (Verdunstung, Transpiration, Interzeption);
A : Abfluß (oberirdisch, oberflächennah, unterirdisch);
R-B : Vorratsänderung;
R : Rücklage (Vergrößerung des gesamten ober- und unterirdischen Wasservorrats);
B : Verbrauch (Verkleinerung des gesamten ober- und unterirdischen Wasservorrats).

Im Unterschied zu ähnlichen, erweiterten Wasserhaushaltsgleichungen (zum Beispiel MARCINEK 1987: 304, KUNTZE 1988: 262 f., SPECHT & MOLL 1983: 45) wird hier die input-Seite, also die Größen Niederschlag und Zufluß, stärker betont[8]). Unter den Voraussetzungen höherer klimatischer Aridität mediterraner Zonen und gleichzeitig höherer Luftfeuchte, wie sie für Inseln charakteristisch sind, muß zumindest während der Trockenzeit von einem hohen Anteil der Niederschläge in Form von Tau und Nebel ausgegangen werden. Weiterhin ist der Zufluß in Rinnen, Tälern und Senken Ursache für kleinräumige Verbesserungen der Wasserbilanz infolge einer Konzentration und Sammlung der gefallenen Niederschläge. Dies äußert sich in ausgesprochenen Trockengebieten als „kontrahierte Vegetation" und ist ansatzweise auch auf Naxos zu beobachten.

Durch die gesamtwasserhaushaltliche Betrachtung als Abgrenzungskriterium lassen sich in Gebieten mit einheitlichen Bedingungen klimatischer Humidität weitergehende Differenzierungen vornehmen. Dies beruht auf der vereinfachenden Berechnung der klimatischen Wasserbilanz aus Niederschlagssummen (Regen, Schnee) und indirekten Evapotranspirationsbestimmungen über Temperaturwerte, die weder den Tau noch den Wind berücksichtigen.

---

[8]) Eine Bilanzierung, die als input lediglich den Regenniederschlag berücksichtigt, kann in semiariden Gebieten oder solchen mit einer ausgeprägten sommerlichen regenlosen Periode, keine befriedigenden Ergebnisse hinsichtlich einer großmaßstäbigen ökologischen Raumgliederung oder eines detaillierten Zeigerwertsystems liefern.

Wasserhaushalts-faktoren:	Feuchtezahl (F) 1	2	3	4	5	6	7	8
Niederschläge (Regen, Schnee, Tau), Zufluß	sehr gering	---------->						hoch
Grundwasser-einfluß	fehlend				fehlend - gering (kurzfristig oder im Unterboden)	mittel (GW im Frühjahr periodisch über GOF; ganzjährig von Tiefwurzlern erreichbar)	hoch (GW im Frühjahr über GOF; ganzjährig wurzelerreichbar)	sehr hoch (GW über GOF)
Substrat-Gründigkeit	sehr gering	---------->			sehr hoch	gering - sehr hoch		
Nutzbare Feld-kapazität	sehr gering	---------->			sehr hoch	sehr gering - sehr hoch		
Frühjahrs-Boden-wassergehalt	sehr gering	---------->						sehr hoch
Sommertrocken-heit	sehr hoch	<----------						gering

GW: Grundwasser, GOF: Geländeoberfläche

Abb. 5. Beziehungen zwischen den Feuchtezahlen und Landschafts-Wasserhaushaltsfaktoren.

Fig. 5. Relations between moisture values and factors of the geoecological water balance.

Gerade in Küstennähe, aber auch in den Bergen, kann vor allem in semiariden Regionen Tau zu einer deutlichen Verbesserung der Wasserbilanz der Pflanzen führen und so zu einer Abschwächung des sommerlichen Trockenstresses beitragen (BÖHLING 1994). Der von Taufall betroffene Küstensaum zeichnet sich folglich nicht nur durch eine höhere Vitalität der Pflanzen, sondern auch durch einen vergleichsweise hohen Artenreichtum aus. Die nördlich exponierten Bergregionen weisen eine Vielfalt epiphytischer Flechten und Moose auf, die auf einer Absenkung des Kondensationsniveaus beruht, das gerade früh morgens tief (bis ca. 400 m über NN) herabreicht.

Besondere Bedeutung haben die Gründigkeit und die Wasserspeicherfähigkeit des Bodens. Feinerdereiche Standorte mit entsprechend hoher Wasserspeicherung tragen eine anspruchsvollere Vegetation als flachgründige Substrate (siehe auch MILLER 1982). Karstsubstrate zeichnen sich durch einen extremen kleinräumigen Wechsel der Feuchteversorgung aus: Neben feinbodenarmen Felsen, die von Sukkulenten oder anderen kurzlebigen, extremen Trockenheitszeigern bewohnt werden, vermögen hygrisch anspruchsvollere Bäume mit ihren Wurzeln in Kluftsysteme vorzudringen und so Wasservorräte im Untergrund zu nutzen. Auf Südhängen mit ihrer strahlungs- und advektionsbedingten sowie im Vergleich zu Nordhängen höheren Evapotranspiration (siehe auch SEGAL et alii 1985, GILIBERTO & ESTAY 1978) ist nicht nur die Phytomassenentwicklung dürftiger, sondern auch die Gefahr eines vorzeitigen Vertrocknens größer. Oberirdischer, oberflächennaher oder unterirdischer Zufluß ist somit Voraussetzung für das Vorkommen feuchtigkeitsbedürftiger Arten in einer sonst trockenen Umgebung.

Die Feuchtezahlen basieren also auf einer umfassenden wasserhaushaltlichen Betrachtung der Standorte und nicht auf Einzelelementen. Beobachtungen an offensichtlichen Feuchtegradienten, Einschätzungen des Bodenfeuchtehaushaltes unter Berücksichtigung vor allem der Bodenart und der Gründigkeit, Verfolgung der phänologischen Entwicklung sowie die Kenntnis der Lebensformen und Blatt-Typen (siehe auch ELLENBERG 1979: 41 f.) sind wichtige Kriterien für die Zuweisung von Feuchtezahlen.

Im Zusammenhang mit dem Faktor Wasser, dem neben der Nährstoffversorgung wichtigsten natürlichen Wuchsfaktor der Region, wird so die Entwicklung einer breitgefächerten Zeigerwertskala mit acht Klassen ermöglicht. Die Feuchtezahlen gelten für die von den jeweiligen Arten zum Zeitpunkt ihrer aktiven Lebensphase bewohnten Mikrohabitate und lassen damit nicht unbedingt Aussagen über die von ihnen nicht durchwurzelte Bodenzone zu. Da die Feuchtezahlen die synökologischen Feuchteansprüche der Pflanzen an sich widerspiegeln, wird durch einige Arten, beispielsweise viele flachwurzelnde Annuelle, nur ein Teilbereich des Standortwasserhaushaltes angezeigt, nämlich die Feuchte im Oberboden während der feuchten Jahreszeit.

Im allgemeinen ist für die Wasserversorgung mediterraner Pflanzen ein ausgeprägter jahreszeitlicher Wechsel in Folge winterlicher Niederschlags- und sommerlicher Trockenphase typisch. Die Feuchtezahlen von Arten auf Standorten mit einem besonders starken Wechsel hinsichtlich der Wasserversorgung, zum Beispiel Torrenten oder austrocknende Lagunen, werden durch das Suffix „*w*" gekennzeichnet. Da Arten auf Standorten mit jahreszeitlich annähernd gleichmäßigen Feuchtebedingungen unter diesen Umständen eine gewisse Besonderheit darstellen, werden ihre

Tab. 3. Ökologische Feuchte-Zeigergruppen.
Tab. 3. Ecological indicator groups for moisture.

F 1, extrem trockene Wuchsorte:			
Atractylis cancellata	Daucus involucratus	Filago pygmaea	Neatostema apulum
Nigella degenii	Scilla autumnalis	Sedum litoreum	Sedum sediforme
Sideritis curvidens	Sternbergia lutea	Stipa capensis	Urginea maritima
F 2, sehr trockene Wuchsorte:			
Asphodelus ramosus	Atractylis gummifera	Bupleurum gracile	Crepis hellenica
Dianthus cinnamomeus	Fumana thymifolia	Juniperus phoenicea	Jurinea consanguinea
Melica minuta	Olea * oleaster	Scaligeria napiformis	Thapsia garganica
F 3, trockene Wuchsorte:			
Ammi majus	Anemone coronaria	Anthyllis hermanniae	Helichrysum conglobatum
Juniperus macrocarpa	Lithospermum sibthorpianum	Minuartia hybrida	Osyris alba
Ranunculus creticus	Satureja thymbra	Teucrium brevifolium	Thymelaea hirsuta
F 4, mäßig trockene Wuchsorte:			
Anagyris foetida	Anchusa hybrida	Cerinthe major	Crataegus monogyna
Erica arborea	Erysimum naxense	Euphorbia characias	Euphorbia helioscopia
Hypochoeris cretensis	Phillyrea latifolia	Quercus ilex	Silene cretica
F 5, frische oder wechselfeuchte Wuchsorte:			
Acer sempervirens	Arundo donax	Brachypodium sylvaticum	Cyperus rotundus
Dryopteris pallida	Fraxinus ornus	Hedera helix	Nerium oleander (*w*)
Pistacia terebinthus	Scilla bifolia	Smyrnium olusatrum	Styrax officinalis (*g*)
F 6, feuchte oder wechselnasse Wuchsorte:			
Aeluropus littoralis	Arthrocnemum macrostachyum	Athyrium filix-femina	Carex distans
Cirsium creticum	Equisetum ramosissimum	Euphorbia hirsuta	Juncus heldreichianus
Lythrum hyssopifolia	Platanus orientalis	Tamarix hampeana	Triglochin * barrelieri
F 7, nasse Wuchsorte:			
Alnus glutinosa (*g*)	Cyperus longus	Equisetum telmateia	Juncus articulatus
Lythrum junceum	Mentha * petiolata	Nasturtium officinale	Phragmites australis
Ranunculus muricatus	Salix alba (*g*)	Schoenus nigricans	Veronica anagallis-aquatica
F 8, aquatische Wuchsorte:			
Lemna minor	Potamogeton nodosus (*g*)	Ranunculus * fucoides	Ranunculus trichophyllus
Ruppia cirrhosa (*w*)	Ruppia maritima	Typha domingensis (*g*)	Chara sp.

(*w*): Zeiger für sehr stark wechselnde Feuchtigkeit; (*g*): Zeiger für gleichmäßige Feuchtigkeit

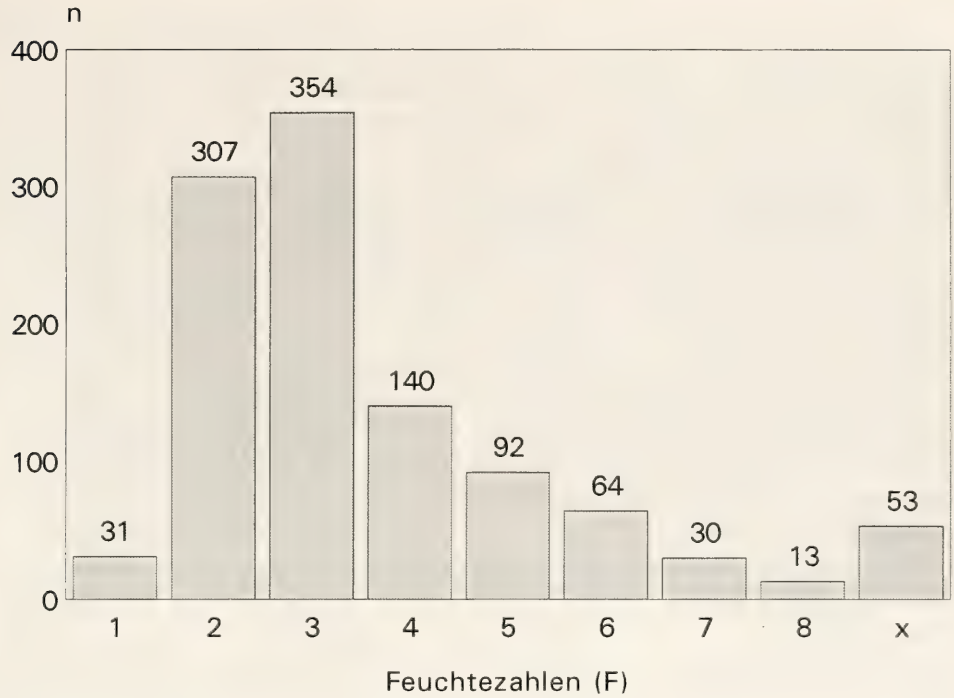


Abb. 6. Häufigkeit der Feuchtezahlen der Flora von Naxos.
Fig. 6. Frequency of indicator values concerning water supply of the flora of Naxos.

Zeigerwerte durch das Suffix „g" ergänzt. Eine Zusammenstellung charakteristischer Vertreter der ökologischen Feuchtezeigergruppen beinhaltet Tab. 3.

Sowohl Arten extrem trockener Standorte (F 1, n=31) als auch solche der nassen (F 7, n=30) und aquatischen (F 8, n=13) sind selten, während die Zeiger trockener (F 3, n=354) und sehr trockener (F 2, n=307) Standorte vorherrschen (Abb. 6). Auch hier spiegelt sich eine Analogie zu den realen, auf Naxos gegebenen hygrischen Verhältnissen. Lediglich 53 Taxa wurden im Hinblick auf die Feuchteversorgung als indifferent eingestuft, was die große Abhängigkeit der Pflanzen von diesem Standortfaktor und damit dessen Bedeutung unterstreicht.

3.2.3. Bodenreaktionszahlen

Die Bodenreaktion stellt eine zentrale Kenngröße der bodenchemischen Situation dar, da viele Struktur- und Prozeßgrößen des pedologischen Partialkomplexes mit ihr verknüpft sind (siehe zum Beispiel Mosimann in Leser & Klink 1988: 78). Daher erscheint es möglich, anhand der Bodenazidität Rückschlüsse auf die Ernährungssituation der Pflanzen zu ziehen. Böden mit saurer Bodenreaktion sind in der Regel an Nährstoffen verarmt, während solche mit im schwach sauren bis schwach alkalischen Bereich liegenden pH-Werten meist eine relativ gute Versorgung mit Nährstoffen gewährleisten. Höhere pH-Werte bedeuten oft eine Immobilisierung bestimmter Nährstoffe.

Regionale Untersuchungen zur Bodenfruchtbarkeit mediterraner Winterregengebiete liegen kaum vor (siehe auch SPECHT 1981: 263). Allgemein gilt der europäische Mittelmeerraum im Vergleich zu den entsprechenden Gebieten Südafrikas und Australiens als gut nährstoffversorgt (siehe WESTMAN 1983, MARGARIS et alii 1984). Als limitierende Nährstoffe für die Produktivität mediterraner Vegetation werden oft Phosphor und Stickstoff angesehen (RUNDEL 1983, DE BANO & DUNN 1982). SPECHT & MOLL (1983: 53 f.) machen darauf aufmerksam, daß bei hohen pH-Werten eine Reihe von Spurenelmenten (Fe, Cu, Mn, Co) sowie Phosphor (PO_4^{3-}) in nicht pflanzenverfügbarer Form im Boden vorliegen. Einen engen Zusammenhang zwischen Ernährungssituation und Zusammensetzung der Mediterran-Vegetation konstatiert RABINOVITCH-VIN (1983) für Israel. Zahlreiche vegetationskundliche Arbeiten in Griechenland belegen die Abhängigkeit synsystematischer Einheiten vom Substrat (siehe zum Beispiel RAUS 1979a, 1979b, 1980; BERGMEIER 1990; BARBERO & QUEZEL 1976; QUEZEL & BARBERO 1985; KRAUSE, LUDWIG & SEIDEL 1963; RECHINGER & RECHINGER-MOSER 1951). Damit scheint sowohl aus standortkundlicher wie aus synsystematischer Sicht die Entwicklung von Reaktionszahlen von besonderem Interesse.

Bei der Ableitung von Reaktionszahlen für Naxos wird dabei vom Verbreitungsschwerpunkt hinsichtlich der Bodenreaktion im Oberboden ausgegangen. ELLENBERG (1992: 69) definiert seine Reaktionszahlen über das „Vorkommen im Gefälle der Bodenreaktion und des Kalkgehaltes". Da im Untersuchungsgebiet hohe pH-Werte sowohl mit hohen als auch geringen bis fehlenden Kalkgehalten ($CaCO_3$) gekoppelt sind, erweist sich hier eine Definition unter Einbeziehung des Kalkgehaltes als nicht anwendbar. Hingewiesen werden soll zudem darauf, daß nicht unbedingt ein direkter kausaler Zusammenhang zwischen der Bodenreaktion und dem Pflanzenwachstum besteht. Nach SCHRÖDER (1983: 80) tritt erst unter pH($CaCl_2$) 3,0 und über pH($CaCl_2$) 8,8 eine toxische H^+- oder OH^--Konzentration im Boden auf. Solche Werte sind im Untersuchungsgebiet bislang nicht gemessen worden. Von ausschlaggebender Bedeutung für das Pflanzenwachstum ist dagegen die Nährstoffverfügbarkeit und die Wasserkapazität des jeweiligen Substrates. Tab. 4 zeigt eine Auswahl charakteristischer, immer wieder im Gelände anzutreffender Pflanzenarten als Vertreter der ökologischen Gruppen bezüglich der Bodenreaktion.

Einige Pflanzenarten weisen, unabhängig von der Bodenreaktion, eine deutliche Bindung an bestimmte Bodenarten auf. *Anchusa sartorii, Hypecoum procumbens, Saxifraga carpetana* subsp. *graeca*, Corynephorus divaricatus und *Salsola kali* sind zum Beispiel ausgesprochene Sand-Zeiger und kommen sowohl auf kalkhaltigen Küstensanden als auch, und hier oft mit Schwerpunkt, auf kalkfreien granitischen Substraten vor. Ausschließlich lehmige Böden werden von der Mehrheit der Geophytentaxa (Lehmzeiger) besiedelt.

Auf die Bedeutung der Festsetzung eines räumlichen Gültigkeitsbereiches von Zeigerwerten deutet das bodenspezifische ökologische Verhalten einiger Taxa hin. In Mitteleuropa basenreiche Substrate besiedelnde Arten wie zum Beispiel *Cephalanthera longifolia* oder *Carex divulsa* subsp. *leersii* („calcicol" CHATER in TUTIN et alii 1980: 298) kommen auf Naxos auf basenarmen Böden vor („Gesetz der relativen Standortskonstanz" nach WALTER).

Abb. 7 zeigt, daß sich auch hinsichtlich der Reaktionszahlen die naturgeographischen Gegebenheiten, das heißt Vorherrschen basischer Böden und geringe Verbrei-

Tab. 4. Ökologische Bodenreaktions-Zeigergruppen.
Tab. 4. Ecological indicator groups for soil reaction.

R 1, Säurezeiger:			
Anthoxanthum ovatum	Arbutus unedo	Bromus scoparius	Centaurea spinosa
Cheilanthes maderensis	Epilobium lanceolatum	Erica arborea	Lupinus angustifolius
Pteridium aquilinum	Rumex * acetoselloides	Silene * macrocarpa	Trifolium arvense
R 2, acidophile Arten:			
Aira elegantissima	Anchusa sartorii	Cistus salviifolius	Crepis foetida
Dianthus diffusus	Erysimum hayekii	Filago gallica	Hypericum triquetrifolium
Lavandula stoechas	Linum trigynum	Petrorhagia velutina	Scirpus cernuus
Thymelaea hirsuta	Trifolium nigrescens	Tuberaria guttata	Vulpia ciliata
R 3, Schwachsäure- bis Schwachbasenzeiger:			
Acer sempervirens	Alkanna tinctoria	Anchusa hybrida	Anthemis chia
Bromus rigidus	Carex distans	Cerastium glomeratum	Chenopodium murale
Dittrichia graveolens	Echium plantagineum	Fumaria judaica	Hypericum * angustifolium
Lamium amplexicaule	Rubus sanctus	Scilla bifolia	Vicia sativa
R 4, basiphile Arten:			
Atractylis cancellata	Bupleurum gracile	Carlina * graeca	Carthamus * baeticus
Centranthus calcitrapae	Euphorbia characias	Helichrysum conglobatum	Helictotrichon agropyroides
Juncus heldreichianus	Jurinea consanguinea	Ophrys * galilaea	Origanum onites
Satureja nervosa	Stipa capensis	Urginea maritima	Verbascum adeliae
R 5, Basenzeiger:			
Aethionema * creticum	Bituminaria bituminosa	Coridothymus capitatus	Fumana thymifolia
Galium monachinii	Juniperus * macrocarpa	Juniperus phoenicea	Lomelosia brachiata
Minuartia * attica	Orchis anatolica	Osyris alba	Phlomis fruticosa
Polygala venulosa	Quercus coccifera	Satureja juliana	Teucrium * divaricatum

tung saurer Böden, in der Häufigkeitsverteilung der entsprechenden Indikatorwerte spiegeln. Als Säurezeiger (R 1) werden 26 Arten, als Basenzeiger (R 5) immerhin 238 Arten erkannt. Der hohe Anteil der Arten mit R 3 (n=255) ist auf Garten- und Ackerkräuter zurückzuführen, deren Standorte nicht in jedem Fall bezüglich des pH-Wertes kontrolliert werden konnten. Unter allen betrachteten Standortfaktoren sind die Zeigerwerte hinsichtlich der Bodenreaktion am wenigsten gesichert. Die Werte von 342 Taxa wurden als unsicher eingestuft und mit „_" gekennzeichnet[9]).

[9]) Entsprechende Werte betragen für W: 189, F: 131 und S: 52. Zu den relativ unsicheren Zeigerwerten gehören zu einem großen Teil die Werte der Pflanzennachweise aus sekundärer Quelle.

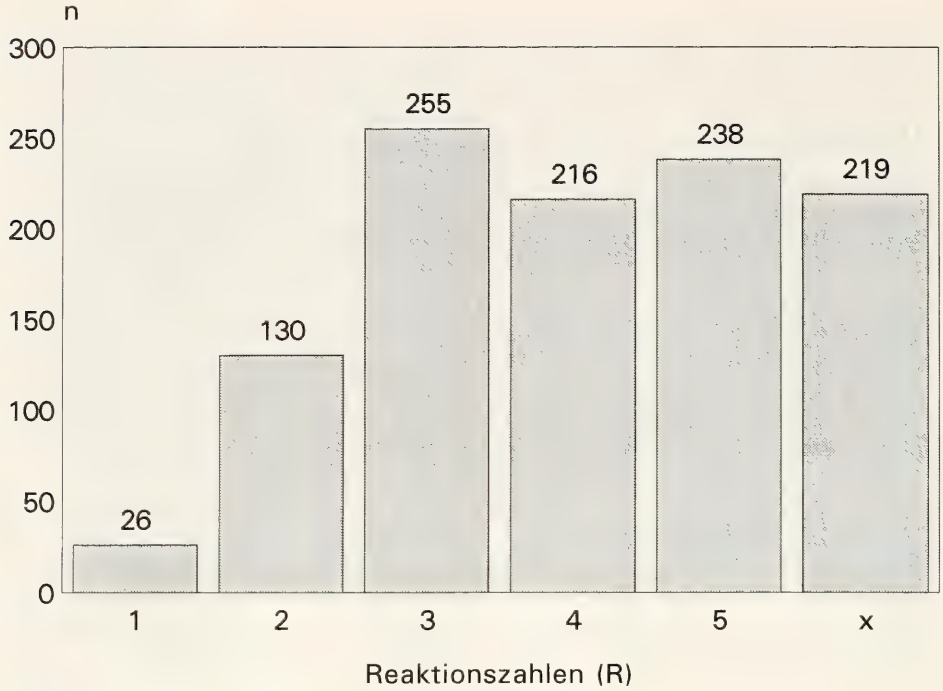


Abb. 7. Häufigkeit der Reaktionszahlen der Flora von Naxos.
Fig. 7. Frequency of indicator values concerning soil reaction of the flora of Naxos.

3.2.4. Salzzahlen

Gerade in vom Meer umgebenen Inselökosystemen spielt die salzbedingte Beeinflussung der Vegetation eine bedeutende Rolle (siehe auch Gehu et alii 1984a,b, Berger & Heurteaux 1985, Corre 1985). Dabei wirkt sich die aerohaline Salzzufuhr, die durch die Verteilung von Meeresspray mit Winden und Stürmen erfolgt, weitflächig aus. Die so transportierten Salzmengen, die sich in der Landschaft ablagern, können mit den Niederschlägen wieder abtransportiert werden, ohne daß es hier zu einer Anreicherung von Salzen im Boden kommt. Dagegen zeigen abflußlose Senken in Küstennähe, die zudem während starker Stürme vom Meer überspült werden, für viele Pflanzen toxische Salzgehalte.

Auf der Basis der floristisch-vegetationskundlichen Untersuchungen in Verbindung mit den bodenchemischen Analysen, insbesondere den Leitfähigkeitsmessungen (Böhling 1994), konnte für Naxos eine vierstufige Zeigerwerteskala der Salzbeeinflussung am Wuchsort entwickelt werden. Für die relative Einstufung der Pflanzen war von besonderer Bedeutung, welche Salzkonzentrationen über einen bestimmten Zeitraum hinweg von ihnen toleriert werden, das heißt Intensität und zeitliche Dauer des Salzstresses werden bei der Abgrenzung und Zuweisung der Zeigerwerte berücksichtigt.

Als Problem stellt sich speziell bei den Salzzahlen das im Hinblick auf ihre Zeigerfunktion nicht immer eindeutige ökologische Verhalten einiger Pflanzen dar, wie zum Beispiel das der halotoleranten Arten (S2) und fakultativen Halophyten (S3).

Tab. 5. Ökologische Salz-Zeigergruppen.
Tab. 5. Ecological indicator groups for salt stress.

S 1, sehr geringen oder fehlenden Salzstreß anzeigend:			
Acer sempervirens	Anthoxanthum ovatum	Asphodelus ramosus	Atractylis gummifera
Crucianella latifolia	Euphorbia peplus	Fraxinus ornus	Gynandriris sisyrinchium
Hypericum perfoliatum	Linum trigynum	Quercus coccifera	Quercus ilex
Rhamnus * graeca	Selaginella denticulata	Thapsia garganica	Thymelaea hirsuta
S 2, mittleren Salzstreß			
anzeigend:			
Ammophila * arundinacea	Imperata cylindrica	Juniperus macrocarpa	Lotus halophilus
ertragend:			
Aetheorhiza bulbosa	Anthyllis hermanniae	Cistus creticus	Coridothymus capitatus
Echinops spinossimus	Erica manipuliflora	Juniperus phoenicea	Olea * oleaster
Phragmites australis	Pistacia lentiscus	Prasium majus	Thymelaea tartonraira
S 3, hohen Salzstreß anzeigend:			
Atriplex patula	Atriplex prostrata	Cakile maritima	Carex punctata
Catapodium marinum	Elymus farctus	Elymus rechingeri	Eryngium maritimum
Euphorbia paralias	Juncus maritimus	Scirpus litoralis	Scirpus maritimus
Silene sedoides	Sporobolus pungens	Suaeda vera	Tamarix hampeana
S 4, sehr hohen Salzstreß anzeigend:			
Aeluropus lagopodioides	Aeluropus littoralis	Arthrocnemum macrostachyum	Atriplex halimus
Atriplex portulacoides	Cressa cretica	Euphorbia peplis	Frankenia hirsuta
Halocnemum strobilaceum	Limonium graecum	Limonium narbonense	Limonium virgatum
Polygonum maritimum	Ruppia cirrhosa	Sarcocornia perennis	Triglochin * barrelieri

Diese Pflanzengruppe vermag zwar gewisse Salzkonzentrationen zu ertragen, kommt jedoch auch auf salzfreien Standorten vor. So ist *Salsola kali* (Kali-Salzkraut) ein typischer Vertreter der Meeresspülsaum-Gesellschaften, besiedelt aber auch gelegentlich als Ruderalart salzfreie Ackerflächen. Würden die gleichen Kriterien für die Zeigerwertzuordnung wie bei den Wärme-, Feuchte- oder Reaktionszahlen zugrundegelegt, müßten viele Arten als indifferent bewertet werden. Dementsprechend sind die Salzzahlen definiert durch die Indikation eines bestimmten Salzeinflusses am Wuchsort und/oder durch einen diesbezüglichen Verbreitungsschwerpunkt der jeweiligen Art. Im letzten Fall müssen jeweils mehrere Arten für die Beurteilung des Salzstresses des Wuchsortes herangezogen werden. Tab. 5 zeigt eine Auswahl von Vertretern der Salz-Zeigerwertgruppen, die sich gegenüber einem bestimmten Salzstreß als gute Zeigerarten bestätigt haben.

Die Festlegung dieser vierstufigen Salzzahl orientiert sich zum Teil an dem System von Ellenberg (2. Aufl., 1979), weicht aber insofern ab, als hier auch aerohaliner

Salzstreß Berücksichtigung findet, der durch das Eindringen salziger Lösungen durch die Cuticula auf die Pflanze wirken kann (WALTER & BRECKLE 1983: 104). Eine Einstufung erfolgt hier einerseits nach dem Verbreitungsschwerpunkt auf salzreichen oder salzarmen Böden, andererseits danach, welcher Grad der Salzbeeinflussung angezeigt wird. Dabei muß speziell bei den Salzzahlen beachtet werden, daß nicht immer eine bestimmte Salzkonzentration von den Salzzeigerpflanzen „beansprucht" wird. ELLENBERG (1979: 13) vertritt die Auffassung, daß zahlreiche Salzpflanzen zwar eine gewisse Menge Salz zum normalen Gedeihen benötigen, aber ihr physiologisches Optimum meist bei geringeren Konzentrationen liegt. Selbst auf normalem Gartenboden lassen sie sich ohne Schaden kultivieren (ELLENBERG 1992: 19). Der Terminus des „obligaten Halophyten" ist hier (Kap. 5.1.) dementsprechend nicht auf das physiologische Verhalten zu beziehen, sondern auf das ökologische Verhalten unter natürlichen Konkurrenzbedingungen, wie es für die ökologischen Zeigerwerte generell Voraussetzung ist.

Im Zusammenhang damit, daß viele Salzpflanzen zwar einen bestimmten Salzstreß ertragen, ihn aber nicht in jedem Fall anzeigen oder gar für ihr Wachstum benötigen, zeichnet sich ab, daß sich ihr ökologisches Verhalten einem indifferenten Verhalten nähern kann. Dadurch kann die Aussagefähigkeit der Salzzahl als („absoluter") Zeigerwert eingeschränkt werden. Dennoch ist sie von ELLENBERG (1992) als gleichwertige Indikatorzahl neben beispielsweise Temperatur- und Feuchtezahl gestellt worden, während sie früher (1979) noch eine Sonderstellung innehatte. In beiden Auflagen wird kein indifferentes Verhalten ausgeschieden. In der vorliegenden Bearbeitung wird indifferentes Verhalten dann angenommen, wenn kein deutlicher Verbreitungsschwerpunkt bezüglich des Salzstresses der Wuchsorte diagnostiziert werden kann (zum Beispiel bei *Juncus heldreichianus, Juncus subulatus*).

Unterstrichen werden soll noch einmal, daß die hier ausgeschiedenen Salzzeigerpflanzen erst bei der Berücksichtigung eines größeren Artenspektrums ihren Zweck vollständig erfüllen können. Lediglich die S1- und S4-Pflanzen besitzen in jedem Fall exakte Zeigereigenschaften.

Bezüglich der bei der Definition der Salzzahlen herangezogenen Intensität des Salzstresses handelt es sich um eine schwer quantifizierbare Größe, die in der vorliegenden Untersuchung „nur" relativ betrachtet wird. Das heißt, es wird zwischen „geringem", „mittlerem", „hohem" und „sehr hohem" Salzstreß unterschieden. ELLENBERG (1992: 69) verwendet maximale Cl^--Gehalte der Bodenlösung zur Abgrenzung der Salzzahlen. Nach Regenfällen wird jedoch die Salzkonzentration im Boden für einen gewissen Zeitraum erniedrigt. Welchen Einfluß hat die maximale Salzkonzentration auf Annuelle, die ihre aktive Lebensphase abgeschlossen haben, wenn die mediterrane Sommertrockenheit eintritt und Lagunen allmählich eindampfen? Mit der Unterscheidung von Chlorid-, Sulfat- und Alkalihalophyten machen WALTER & BRECKLE (1983: 107) auf die Bedeutung der Ionenzusammensetzung des Mediums aufmerksam. Manche Pflanzen sind gegen aerohaline Salzzufuhr empfindlich (zum Beispiel *Glaucium flavum*), gegen Salz im Boden dagegen unempfindlich (WALTER & BRECKLE 1983: 107). Die hier durchgeführte Klassifikation stellt daher einen Kompromiß zwischen den beiden Systemen von ELLENBERG (1979, 1992) dar, der bei dem bescheidenen Grundlagenwissen bezüglich mediterraner Salzpflanzen, der Einbeziehung aerohalinen Salzstresses und dem zeitlich begrenzten Rahmen dieser Arbeit eingegangen werden mußte.

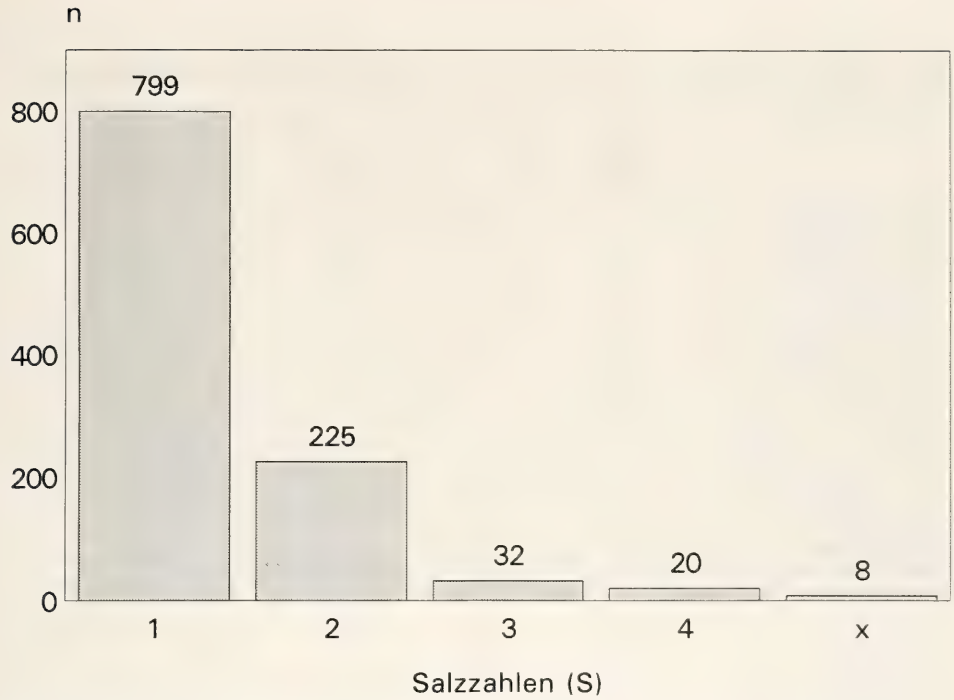


Abb. 8. Häufigkeit der Salzzahlen der Flora von Naxos.
Fig. 8. Frequency of indicator values concerning salt stress of the flora of Naxos.

Arten mit der Salzzahl 1 dominieren auf Naxos (n=799; siehe Abb. 8), wobei hierunter auch sehr geringen Salzstreß ertragende Pflanzen fallen (siehe Kap. 5.1.). Ein solcher Salzstreß kann in Folge von Stürmen auf der ganzen Insel auftreten. Die 225 Arten mit der Salzzahl 2 entstammen überwiegend der küstennahen Vegetation. Die hohen und sehr hohen Salzstreß anzeigenden Pflanzen (S 3, n=32; S 4, n=20) finden geeignete Lebensräume in den sumpfigen Alluvionen der Küstenhöfe und Lagunen, die auf Grund ihrer Lage allerdings durch touristische Erschließungen bedroht sind.

3.2.5. Verbißtoleranzzahlen

Bereits Ellenberg (1954: 191) stuft die Widerstandskraft von Steineichenwäldern auf flachgründigen Kalk-Substraten gegenüber Viehweide und extensiver Holznutzung als sehr gering ein. Noch empfindlicher ist die natürliche Vegetation der thermomediterranen *Oleo-Ceratonion*-Stufe (siehe auch Le Houerou 1977, Uhlig 1965, Arianoutsou-Faraggitaki 1985). Ausgedehnte Gebiete werden von kleinen Paarhufern exzessiv beweidet, so daß, vor allem in Verbindung mit dem Legen von Bränden, eine ausgeprägte Degradation der Standorte die Folge ist. Begünstigt durch eine sich an der Herdengröße orientierende Subventionspolitik, die zur Überstokkung führt, läßt Fleischertrag und Gesundheitszustand der Schafe und Ziegen auf Naxos zu wünschen übrig.

Tab. 6 zeigt für häufigere mehrjährige Arten von Naxos deren Resistenz gegenüber der Beweidung. Sie basiert auf im Gelände beobachteten Verbißschädigungen

Tab. 6. Synökologisches Verhalten häufigerer, perenner Pflanzenarten bei Beweidung durch Schafe und Ziegen.
Tab. 6. Synecological behaviour of more frequent perennials in case of browsing by sheep and goat.

Art	Verbißwiderstand a)	Verbißwiderstand b)	Verbißvermeidungs-strategie	tolerierte Beweidung	Verbißtoleranz-Zahl (Vt)
Alnus glutinosa	--	--	ha		
Brassica * aegaea	--	--	ha		
Erysimum naxense	--	--	ha		
Fraxinus ornus	--	--	ha	sehr	1
Platanus orientalis	--	--	ha	schwach	
Quercus * macrolepis	--	--	(in)		
Quercus ilex	--	--	ha		
Quercus pubescens	--	--	-		
Salix alba	--	--	ha		
Acer sempervirens	--	-	ek		
Anthyllis hermanniae	-	-	ek, br		
Clematis cirrhosa	-	-	li		
Dactylis * hispanica	-	-	ro, ha		
Erica manipuliflora	-	-	br		
Leontodon tuberosus	-	-	ha, ro	schwach	2
Lonicera etrusca	-	-	li	bis mittel	
Olea * oleaster	-	-	(do)		
Piptatherum miliaceum/thomasii	-	-	ek, ha		
Reichardia picroides	-	-	ro, ha		
Rubia tenuifolia	--	-	li		
Styrax officinalis	-	-	in, ek		
Tamarix hampeana	-	-	br, ha		
Allium spp.	+	+	in, br		
Anagyris foetida	-	+ +	in		
Arisarum vulgare	+	+	in		
Ballota acetabulosa	+	+	in, bh		
Cistus creticus	+	+	in		
Colchicum spp.	+	+	in		
Coridothymus capitatus	+	+	in, do, br		
Crocus spp.	+	+	in		
Cyclamen hederifolium	+	+	in		
Helichrysum * barrelieri	+	+	in		
Muscari spp.	+	+	in		
Orchis, Ophrys spp.	+	+	ro		
Origanum onites	+	+	in	stark	3
Ornithogalum spp.	+	+	in		
Osyris alba	+	+	br		
Phagnalon graecum	+	+	in, br		
Pyrus spinosa	+	+	do		
Quercus coccifera	-	+	do, ek		
Rhamnus lycioides	+	+	do, br		
Rumex spp.	+	+	in		
Satureja thymbra	+	+	in, br		
Smilax aspera	+	+ +	do, li		
Spartium junceum	+	+	do, br		
Thymelaea hirsuta	+	+ +	in, br		
Thymelaea tartonraira	+	+	in, bh		

Fortsetzung

Fortsetzung von Tab. 6

Alkanna tinctoria	+ +	+ +	ro, bh, in		
Anchusa hybrida	+ +	+ +	ro, bh		
Arthrocnemum macrostachyum	+ +	+ +	in, ha		
Asparagus aphyllus	+	+ +	do		
Asphodelus ramosus	+	+ +	in		
Atractylis gummifera	+ +	+ +	do		
Calicotome villosa	+	+ +	do, br		
Carlina * graeca	+ +	+ +	do		
Dracunculus vulgaris	+ +	+ +	in		
Euphorbia spp.	+	+ +	in		
Genista acanthoclada	+	+ +	do, br		
Halocnemum strobilaceum	+ +	+ +	in, ha		
Juncus heldreichianus	+ +	+ +	do, br		
Juniperus * macrocarpa	+ +	+ +	do, br	sehr	4
Juniperus phoenicea	+	+ +	in, br	stark	
Nerium oleander	+ +	+ +	in		
Onopordum * caulescens	+ +	+ +	do		
Onopordum tauricum	+ +	+ +	do		
Oxalis pes-caprae	+ +	+ +	in		
Phlomis fruticosa	+	+ +	in, bh		
Pistacia lentiscus	+	+ +	in		
Pteridium aquilinum	+	+ +	in		
Rubus sanctus	+ +	+ +	do		
Sarcopoterium spinosum	+	+ +	do		
Scolymus hispanicus	+ +	+ +	do		
Stipa bromoides	+	+ +	in, ek		
Thapsia garganica	+ +	+ +	in		
Urginea maritima	+ +	+ +	in		
Verbascum spp.	+ +	+ +	bh, in, ro		
Vitex agnus-castus	+ +	+ +	in		

Verbißwiderstand:
a) junger, nicht ausgereifter Blätter und Sprosse,
b) ausgereifter Pflanzenteile:

-- , sehr gering bis gering : bevorzugt gefressen
- , mittel : häufig gefressen
+ , hoch : selten und nur bei Nahrungsmangel gefressen
+ + , sehr hoch : nur ausnahmsweise ("versehentlich") gefressen

Verbißvermeidungsstrategie:
in : abweisende Inhaltsstoffe wie ätherische Öle, Gifte, Bitterstoffe
do : Verdornung und stachelige Pflanzenteile
br : Blattreduktion bis zu Rutenstrauch-Formen
bh : starke Behaarung
ek : Ersatzknospenbildung
ro : Rosettenförm., dem Boden anliegender Wuchs
li : Lianen, im Schutz anderer Pflanzen wachsend
ha : Fähigkeit, schwerzugängliche Habitate zu besiedeln

Verbißtoleranz:
Vt 1, sehr gering bis gering : bei Beweidung nicht überlebensfähig; daher kurzfristig nur als Keimling, in gesicherten Arealen oder in Baumform vorkommend
Vt 2, mittel : durch Verbiß stark geschädigt; Zuwachs stagnierend bis schwach positiv
Vt 3, hoch : durch Verbiß wenig geschädigt; steter Zuwachs
Vt 4, sehr hoch : durch Verbiß nicht oder kaum geschädigt; steter, deutlich positiver Zuwachs

bei unterschiedlicher Beweidungsintensität und auf Angaben aus der Literatur (zum Beispiel HERMJAKOB 1977). Der Verbißwiderstand, den junge Pflanzenteile zu leisten vermögen, liegt oft unter demjenigen der ausgereiften Blätter und Zweige, und weist darauf hin, daß der Futterwert einer Art von deren Entwicklungszustand abhängig ist. Selbst ausgesprochene Weideunkräuter werden als Jungpflanzen von Weidetieren gefressen (siehe auch MEURER 1993). Allerdings erreicht gerade zu diesem Zeitpunkt die Vegetationsentwicklung oft ihren Höhepunkt, so daß der Weidedruck reduziert ist. Die Phrygana-Pflanzen haben zahlreiche Strategien der Verbißvermeidung und -überwindung entwickelt. Inhaltsstoffe wie Gifte (zum Beispiel Euphorbiaceen, Liliaceen s.l.) oder ätherische Öle (zum Beispiel Lamiaceen; siehe auch MARGARIS & VOKOU 1982: 452), Verdornung und Behaarung stellen effektive Abwehrmaßnahmen dar. Blattreduktion, Rosetten- und Lianenwuchs oder das sich Zurückziehen auf nur schwerzugängliche Wuchsorte[10]) sind demgegenüber Ausweichstrategien. Starke Ersatzknospenbildung zur Gewährleistung einer vegetativen Regeneration (siehe auch JAMES 1984) dient dem Ausgleich von Verbißschäden. FERNANDEZ ALES et alii (1993) nennen als Anpassungsform an Beweidung einen niedrigen Wuchs („species with low canopies").

Nach der von den Pflanzen tolerierten Beweidung lassen sich vier Gruppen perenner Arten ausgliedern, die durch ihre Verbißtoleranz-Zahl (Vt-Zahl) gekennzeichnet werden sollen. Wie Tab. 6 zeigt, führt der auf Naxos herrschende Beweidungsdruck bei den perennen Arten zu einer Dominanz von Sippen mit hohen Vt-Zahlen (3 oder 4), wodurch der bedeutende Einfluß der Beweidung auf die Vegetation unterstrichen wird.

Vielen Annuellen kommt dabei zu Gute, daß ihre Entwicklung rasch und fast zeitgleich in einem kurzen Zeitraum im Frühjahr stattfindet, so daß bei einer solchen Massenentfaltung gar nicht soviel abgeweidet werden kann wie sich entwickelt und diese Arten damit zur Samenreife gelangen können. Stachelige (zum Beispiel in den Gattungen *Medicago, Hedysarum, Onobrychis*) oder im Boden heranwachsende Früchte (*Trifolium subterraneum, T. suffocatum*) bieten einen zusätzlichen Schutz für die Diasporen.

Arten geringen Futterwertes (siehe POISSONET et alii 1981: 101 f.) wie die Gräser *Catapodium rigidum, Vulpia ciliata, Hordeum glaucum, Bromus madritensis, Cynosurus echinatus, Avena barbata, A. sterilis, Aegilops* div. sp. und *Carex flacca* subsp. *serrulata* sowie die Leguminosen *Trifolium angustifolium, T. campestre, T. scabrum, T. stellatum* und *Medicago monspeliaca* sind häufig. Arten mittleren und höheren Futterwertes fehlen oft oder ziehen sich in den Schutz von Sträuchern zurück. Genannt seien *Lolium rigidum, Anthyllis vulneraria* subsp. *rubriflora, Hippocrepis biflora, Hymenocarpus circinnatus, Lathyrus cicera, L. articulatus, Medicago orbicularis, M. rigidula, M. minima, Bituminaria bituminosa* und *Vicia sativa.*

3.2.6. Feuertoleranzzahlen

Die aktuelle Vegetation der Insel Naxos zeigt überwiegend Anpassungen, die es ihr ermöglichen, zumindest als Art, Feuer zu überstehen. Wiederkehrende Brände spielen in den sommertrockenen Mediterrangebieten von Natur aus eine Rolle,

---

[10]) Dieses bedeutet nicht, daß solche Pflanzen grundsätzlich in schwer zugänglichen Habitaten wachsen, sondern oft sind es lediglich ihre Restbestände.

werden aber bereits seit dem Paläolithikum in hohem Maße anthropogen verursacht (Weideverbesserung, kriegerische Auseinandersetzungen, Fahrlässigkeit). Einerseits ist das Feuer ein Mittel zur Erhaltung und Schaffung von Weideflächen für Schafe und Ziegen, andererseits stellt die damit verbundene Zerstörung der Vegetationsdecke den Grund für immense Bodenerosion und Reduzierung der Grundwasserneubildung dar.

Artengruppen mit einem deutlich unterschiedlichen syndynamischen Verhalten nach einem Feuer lassen sich im Gelände differenzieren. Ergänzend wurden für die Ableitung dieser ökologischen Gruppen Hinweise aus der Literatur (NAVEH 1975, HERMJAKOB 1977, LE HOUEROU 1981, ARIANOUTSOU-FARAGGITAKI & MARGARIS 1982, ARIANOUTSOU-FARAGGITAKI 1984, TRABAUD 1981, TRABAUD & CHANTERAC 1985) zum Vergleich herangezogen.

Mit den Feuertoleranzzahlen (Ft-Zahlen) soll der Versuch unternommen werden, sowohl die Feuerresistenz und -bedürftigkeit als auch die Fähigkeit, auf Brandflächen bedeutende Deckungsgrade zu erzielen, relativ zu bewerten. In Tab. 7 werden die den häufigeren perennen Pflanzen zugeordneten Ft-Zahlen inhaltlich beschrieben. Die Ft-Zahlen spiegeln einerseits die Feuerresistenz und das Regenerationsverhalten der Pflanzenindividuen, andererseits das diesbezügliche Verhalten der Spezies als solcher wider.

Bezüglich der Reaktion von Pflanzen auf Brände können verschiedene Verhaltensmuster erkannt werden: Den feuertoleranten und pyrophytischen Pflanzen, die sich unmittelbar nach einem Brand an Ort und Stelle regenerieren, stehen andere gegenüber, die hierzu nicht fähig sind (*Genista acanthoclada*). Dabei können passive Verhaltensweisen, die eine Vermeidung der Feuerschäden zum Ziel haben, wie beispielsweise durch geophytische Lebensweise, Schwerentflammbarkeit (*Tamarix*) oder Ausbildung einer isolierenden Borke (*Quercus ithaburensis* subsp. *macrolepis*), von aktiven Strategien getrennt werden. Letztere zeichnen sich einerseits durch ein hohes vegetatives Regenerationsvermögen über ein Wiederaustreiben aus nicht geschädigten ober- und vor allem unterirdischen Pflanzenteilen wie den Wurzeln oder dem

Tab. 7. Charakterisierung der Feuertoleranzzahlen.
Tab. 7. Charakterization of fire tolerance values.

Feuertoleranzzahl (Ft)		Präsenz nach Brand	Ökologisches Regenerationsverhalten nach Brand
1	: sehr feuerempfindliche Arten	fehlend	keine Regeneration
2	: mäßig feuertolerante Arten	gering - mittel	schwache autochthone Regeneration oder Neuansiedlung; allmählich zunehmend oder weniger häufig
3	: feuertolerante Arten	hoch	volle autochthone Regeneration oder als allochthoner Pionier; auf Brandflächen oft häufig
4	: sehr feuertolerante Arten und Pyrophyten	sehr hoch	Regeneration ganz überwiegend nur nach Brand

Stock (*Sarcopoterium spinosum, Quercus coccifera*) aus, andererseits durch die Anlage einer Samenbank im Boden, die erst nach einem Brand der generativen Regeneration dienen kann (Pyrophyten[11])) wie *Cistus creticus*, siehe TROUMBIS & TRABAUD 1986, 1987).

Des weiteren können auf Brandflächen Arten beobachtet werden, die im reifen Bestand nicht vorkamen oder die das Feuer nicht „in situ" überlebt haben, sondern von benachbarten Flächen mit Hilfe einer effektiven Diasporenverbreitung wieder neu eingewandert sind (*Coridothymus capitatus, Senecio vulgaris*).

TRABAUD (1987a: 618 f.) konstatiert bezüglich der Überlebensstrategie „pyrophytischer" Pflanzen geophytische und therophytische Verhaltensweisen: Aus feuergeschützten, unterirdischen Organen wiederaustreibende Gehölze, die sogenannten „falschen Geophyten", überstehen Brände aus den gleichen Gründen wie echte Geophyten. Ausdauernde Pflanzen, die sich lediglich generativ über Samen regenerieren, werden entsprechend als „falsche" Therophyten aufgefaßt. Ebenso können die Arten mit therophytischem Verhalten als K-Strategen, diejenigen mit geophytischem als r-Strategen charakterisiert werden (siehe auch BARBERO et alii 1987).

Tab. 8 zeigt, daß die Gruppe feuerempfindlicher Pflanzen (*Genista acanthoclada*-Gruppe) ebenso schwach vertreten ist wie die *Cistus creticus*-Gruppe mit ihren Pyrophyten. Vor dem Hintergrund der Frage nach der ursprünglichen Vegetation oder der natürlichen Bedeutung des Feuers weist dies zum einen darauf hin, daß Feuer, ebenso wie der Verbiß (siehe Kap. 3.2.5.), zwar einen deutlichen selektierenden Einfluß auf die floristische Zusammensetzung speziell der Phrygana hat, zum anderen aber nur ein geringer Anteil des Arteninventars unbedingt für seine Regeneration auf Feuer angewiesen ist. Der aktuell hohe Anteil feuertoleranter Arten ist sicherlich die Konsequenz häufiger, oft unkontrollierter Brände, die seit langem zur Weideverbesserung gelegt werden.

4. Typisierung von Lebensform und Areal

Aus Arealtypenspektren können sowohl ökologische Raumgliederungen (siehe FRANKENBERG 1978, 1982) als auch florendynamische Bedingungen abgeleitet

---

[11]) Der in diesem Zusammenhang oft verwendete, von KUHNHOLTZ-LORDAT (1938, in TRABAUD 1987b: 74) geprägte Terminus „Pyrophyt" für Pflanzen „whose multiplication or reproduction is stimulated by fire" erscheint für griechische Verhältnisse nur selten treffend und außerdem irreführend. Das vitale Regenerationsverhalten der sogenannten „Pyrophyten" ist keinesfalls eine Anpassung allein an Feuer (siehe auch BARBERO et alii 1987: 44), sondern allgemein eine überlebensfördernde Reaktion auf Störungen aller Art, wie sie auch mechanische Schädigungen oder Beweidung darstellen. Sehr viele (fast alle) Pflanzen könnten im Sinne von KUHNHOLTZ-LORDAT als „Pyrophyten" charakterisiert werden, ohne daß ihr Fortbestand einzig von Bränden abhängig wäre (beispielsweise auch viele annuelle Pionierpflanzen). TRABAUD (1987b: 79) schlägt deshalb sogar vor: „This term should be eliminated from the ecological vocabulary concerning the plants' response to fire". Neuere Untersuchungen (MESLEARD & LEPART 1991, LLORET & LOPEZ-SORIA 1993) weisen experimentell nach, daß viele „Pyrophyten" wie *Erica arborea, E. manipuliflora, Arbutus unedo, Quercus ilex* oder *Q. pubescens* keinesfalls für ihre Regeneration auf Feuer angewiesen, sondern bestenfalls feuertolerant sind, wenn die Brände nicht zu häufig und mit zu hohen Temperaturen einwirken. In der vorliegenden Untersuchung wird der Begriff Pyrophyt daher nur für (die sehr wenigen) Arten verwendet, die einzig durch Feuer eine deutliche Förderung erfahren, also für ihre Regeneration weitestgehend von Bränden abhängig sind.

Tab. 8. Feuerökologische Artengruppen.
Tab. 8. Fire ecological species groups.

Ft 1, sehr feuerempfindliche Arten:

Genista acanthoclada
Origanum onites
Sedum sediforme

Ft 2, mäßig feuertolerante Arten:

Acer sempervirens
Andropogon distachyos
Asparagus aphyllus
Astragalus spruneri
Atractylis gummifera
Ballota acetabulosa
Calicotome villosa
Carlina * graeca
Carthamus * baeticus
Centaurea * mixta
Dactylis * hispanica
Eryngium campestre
Euphorbia characias
Fumana thymifolia
Helictotrichon agropyroides
Hordeum bulbosum
Hyparrhenia hirta
Hypericum empetrifolium
Juniperus oxycedrus
Juniperus phoenicea
Leontodon tuberosus
Malabaila involucrata
Micromeria juliana
Micromeria nervosa
Osyris alba
Poa pelasgis
Ranunculus paludosus
Reseda lutea
Teucrium divaricatum
Thapsia garganica
Thymelaea tartonraira
Teucrium capitatum

Ft 3, feuertolerante Arten:

Alkanna tinctoria
Allium spp.
Anthyllis hermanniae
Arbutus unedo
Asphodelus ramosus
Bituminaria bituminosa
Coridothymus capitatus
Crocus spp.
Cyclamen hederifolium
Erica arborea
Erica manipuliflora
Gynandriris sisyrinchium
Helianthemum salicifolium
Helichrysum conglobatum
Jurinea consanguinea
Muscari spp.
Myrtus communis
Nerium oleander
Olea europaea
Ophrys spp.
Orchis spp.
Ornithogalum spp.
Phagnalon graecum
Phillyrea media
Phlomis fruticosa
Piptatherum miliaceum
Pistacia lentiscus
Prasium majus
Pteridium aquilinum
Quercus coccifera
Rhamnus * graeca
Sarcopoterium spinosum
Satureja thymbra
Scorzonera cana
Stachys cretica
Stipa bromoides
Styrax officinalis
Tamarix hampeana
Urginea maritima

Ft 4, sehr feuertolerante Arten und Pyrophyten:

Cistus creticus
Cistus salviifolius

werden (siehe WALTER & STRAKA 1970). Dies gilt auch bezüglich unterschiedlicher Anteile bestimmter Lebensformtypen (siehe FRANKENBERG 1982, ORSHAN 1983, FLORET et alii 1987, BLASI et alii 1990).

4.1. Lebensformen

Die hier zugrunde gelegten Lebensformtypen orientieren sich an den RAUNKIAERschen Lebensformen (nach WALTER 1979: 171; siehe auch ELLENBERG 1992). Jede Sippe wird allerdings der auf Naxos vorherrschenden Lebensform zugeordnet. Traditionellerweise werden die Lebensformen nach der Lage der „Überwinterungsknospen" zur Erdoberfläche abgegrenzt. Da auf Naxos die sommerliche Trockenheit einen ebenso limitierenden Einfluß hat wie die Winterkälte, wird stattdessen der Terminus „Erneuerungsknospen" verwendet.

Eine der Abgrenzung gegenüber den Phanerophyten dienende maximale Wuchshöhe von 0,5 (1,0) m erlaubt es, die typischen Phrygana-Sträucher in der Klasse der Chamaephyten zu führen. So bleibt die Klasse der Phanerophyten allein potentiellen Wald-Bildnern vorbehalten.

4.2. Arealtypen

Bezüglich der Zuordnung von Arten zu einem bestimmten arealgeographischen Verhalten werden zehn Arealtypen unterschieden. Von dem räumlich kleinsten Arealtyp ausgehend, also ein nur Naxos umfassendes Verbreitungsgebiet, werden die Sippen nach und nach den umfassenderen Kategorien zugeteilt.

Die Abgrenzung der Zentral-Ägäis und der Ägäis erfolgt wie bei MEUSEL et alii (1965–1992), diejenige des östlichen Mittelmeerraumes gemäß KREEB (1983: 136, nach WALTER 1979), das heißt, er reicht von S-Italien einschließlich Sizilien bis zu den östlichen Küsten des Mittel- und Schwarzen Meeres. Eingeschlossen wird auch Vorderasien. Omnimediterrane Arten kommen sowohl im östlichen als auch im westlichen Mediterrangebiet vor. Des weiteren werden Arten unterschieden, die vom Mittelmeergebiet aus entweder nach Norden, mindestens über die Alpen hinaus (eurosibirische Region; siehe ZOHARY & FEINBRUN-DOTHAN 1966–86), nach Osten bis nach Zentral- und E-Asien (zum Beispiel iranoturanische Region) oder nach Süden bis in die Tropen hinein vorkommen (zum Beispiel saharo-sindisch oder ostafrikanisch; siehe MEUSEL et alii 1965–92). In die Kategorie der kosmopolitischen Sippen fallen Taxa, die zumindest in allen gemäßigten Zonen verbreitet sind. Weitverbreitete Arten, die diese Bedingung nicht erfüllen, weil sie beispielsweise nur in den warmgemäßigten Breiten anzutreffen sind, werden gesondert benannt („p"). Zusätzlich zu den Arealtypengruppen I bis IV werden Arten mit ausgesprochen lükkenhaften oder zersplitterten Arealen mit dem Kennbuchstaben „d" als Arten mit disjunktem Areal gekennzeichnet.

Die Zuordnungen zu den Arealtypen basieren auf den Verbreitungsangaben von DAVIS (1965–88), GREUTER et alii (1984–89), TUTIN et alii (1964–93), MEUSEL et alii (1965–92), RECHINGER (1943), HALACSY (1901–04), ASCHERSON & GRAEBNER (1896–1938), OBERDORFER (1983) und weiteren speziellen Veröffentlichungen (siehe BÖHLING 1994: 215 ff).

5. Übersicht der Zeigerwerte, Lebensform- und Arealtypen

5.1. Zeichenerklärung

Es folgen sowohl die Definitionen der Zeigerwertklassen als auch der Lebensform- und Arealtypen. Hinsichtlich des ökologischen Verhaltens gegenüber den zu

Grunde gelegten Standortfaktoren, also dem Vorkommen unter natürlichen, durch Konkurrenz gekennzeichneten Bedingungen, bedeuten

x : indifferentes Verhalten im Sinn der Definitionen; das heißt, eine Zuordnung zu einer der (hier festgesetzten) Zeigerwertklassen ist nicht möglich (vergleiche Kap. 3.1.), und

_ : eher unsicherer Zeigerwert, da keine ausreichenden Informationen zum ökologischen Verhalten vorliegen.

Wärmezahl (W)		
1	Mäßigkühle-Zeiger	: Arten der Wärmestufe I; montane oder submediterran-nemorale Verbreitung
2	Mäßigwärme-Zeiger	: Arten der Wärmestufe II; kollin-submontane oder eumediterrane Verbreitung
3	Wärmezeiger	: Arten der Wärmestufe III; planar-kolline oder thermo-mediterrane Verbreitung
4	extreme Wärmezeiger	: Arten der Wärmestufe IV; planar-kolline oder thermomediterran-tropische Verbreitung

Feuchtezahl (F)		
1	Zeiger extrem trockener Standorte	: Pflanzen mit äußerst geringen Feuchte-Ansprüchen
2	Zeiger sehr trockener Standorte	: Pflanzen mit sehr geringen Feuchte-Ansprüchen
3	Zeiger trockener Standorte	: Pflanzen mit geringen Feuchte-Ansprüchen
4	Zeiger mäßig trockener Standorte	: Pflanzen mit mäßigen Feuchte-Ansprüchen
5	Zeiger frischer oder wechselfeuchter Standorte	: Pflanzen mit mittleren Feuchte-Ansprüchen
6	Zeiger feuchter oder wechselnasser Standorte	: Pflanzen mit hohen Feuchte-Ansprüchen
7	Zeiger nasser Standorte	: Pflanzen mit sehr hohen Feuchte-Ansprüchen
8	Zeiger aquatischer Standorte	: Wasserpflanzen
zusätzlich zur Feuchtezahl:		
w	Zeiger für sehr stark *w*echselnde Feuchtigkeit	: Pflanzen von Standorten mit jahreszeitlich besonders stark schwankender Wasserversorgung
g	Zeiger für *g*leichmäßige Feuchtigkeit	: Pflanzen von Standorten mit jahreszeitlich wenig schwankender Wasserversorgung

Reaktionszahl (R)		
1	Säurezeiger (calcifuge Arten)	: ausschließlich auf sauren Bodensubstraten vorkommende Arten
2	Mäßigsäure-Zeiger (acidophile Arten)	: Arten mit einem Standortschwerpunkt auf sauren Bodensubstraten (gelegentlich auf alkalischen Bodensubstraten) oder Arten mäßig saurer Böden
3	Schwachsäure- - Schwachbasen-zeiger	: Arten schwach saurer bis schwach alkalischer Bodensubstrate
4	Mäßigbasen-Zeiger (basiphile Arten)	: Arten mit einem Standortschwerpunkt auf alkalischen Bodensubstraten (gelegentlich auf sauren Bodensubstraten) oder Arten mäßig alkalischer Böden
5	Basenzeiger (calcicole Arten)	: ausschließlich auf alkalischen Bodensubstraten vorkommende Arten

Salzzahl (S)	
1	nicht salzertragende oder sehr geringen Salzstreß tolerierende Arten (Halophobe, Glykophyten)
2	salzertragende Arten mit einem Standortschwerpunkt auf salzarmen Standorten oder Arten, die einen mittleren oder nur kurzzeitigen Salzstreß (z.B. aerohaline Ablagerungen durch Stürme) anzeigen (Halotolerante); z.B. Pflanzen der Sekundär- und Tertiärdünen und der küstennahen Phryganen
3	meistens hohe Salzgehalte im Boden oder Wasser anzeigende Arten (fakultative Halophyten) oder Arten, die hohen Salzstreß ertragen; z.B. Pflanzen der Strände und Primärdünen oder des Brackwassers
4	stets sehr hohe Salzgehalte im Boden oder Wasser anzeigende Arten (obligate Halophyten); z.B. Pflanzen der Salzsümpfe

Lebensform (Lf)		
P	Phanerophyt	: Bäume und Sträucher; Erneuerungsknospen mehr oder weniger hoch über dem Boden; höher als 0,5 m werdend
C	Chamaephyt	: Stauden und Zwergsträucher; Erneuerungsknospen nicht mehr als 0,5 m über der Bodenoberfläche
H	Hemikryptophyt	: Stauden; Erneuerungsknospen unmittelbar an der Bodenoberfläche
K	Kryptophyt	: Knollen-, Zwiebel- oder Rhizompflanzen; Erneuerungsknospen im Boden (Geophyten, Helophyten)
A	Hydrophyt	: Aquatische Pflanzen; Überwinterungsknospen unter Wasser
T	Therophyt	: Annuelle Arten; während ungünstiger Jahreszeit absterbend und diese als Samen überdauernd

Arealtyp (Ar)	
	I. Endemiten
en	: Naxos-Endemit
ez	: zentralägäischer Endemit (Kykladen)
eä	: ägäischer Endemit (ägäische Inseln und küstennahes Festland)
eg	: griechischer Endemit
	II. Mediterrane Verbreitung
me	: ostmediterranes Taxon
mm	: omnimediterranes Taxon
	III. im Mediterrangebiet und weiteren Räumen verbreitet
n	: Areal in nördliche Richtung ausgedehnt (z.B. eurosibirische Sippen)
ö	: Areal in östliche Richtung ausgedehnt (z.B. iranoturanische Sippen)
s	: Areal in südliche Richtung ausgedehnt (z.B. saharo-sindische Sippen)
	IV. weitverbreitete Taxa
k	: kosmopolitische Taxa (weltweit oder zumindest in den gemäßigten Zonen weltweit)
p	: zwischen den Arealtypen der Gruppe III und k stehend
	V. Taxa mit besonderem Arealtyp
d	: disjunktes Areal (aufgeteiltes Verbreitungsgebiet)

5.2. Tabellarische Übersicht

Die alphabetische Übersicht enthält die Einstufung der naxiotischen Gefäßpflanzenarten und -unterarten bezüglich ihres ökologischen Verhaltens entlang der Standortgradienten in der Reihenfolge *W* (Wärmezahl; 4-stufig), *F* (Feuchtezahl; 8-stufig), *R* (Reaktionszahl; 5-stufig) und *S* (Salzzahl; 4-stufig). Je größere Werte die Indikatorzahlen annehmen, desto höhere oder stärkere Ausprägungen des Standortfaktors sind gegeben. Hinsichtlich der Lebensform (*Lf*) werden die Taxa nach der vorherrschenden Lebensform klassifiziert, falls in Ausnahmefällen mehrere möglich sind. Anschließend wird der artspezifische Arealtyp (*Ar*) genannt. Ergänzt werden die ökologischen Charakteristika durch die Angabe der systematischen Familienzugehörigkeit (*Fam*), die sich an der Einteilung von MARTENSEN & PROBST (1990) orientiert und in Form eines in der Regel die ersten vier Buchstaben des Familiennamens umfassenden Kürzels erfolgt.

Den Namen der Pflanzen sind in *[ ]* häufiger angewandte Synonyme, falsch angewandte Namen und aus systematischen Gründen in die Synonymie einzubeziehende Taxa hinzugefügt, insbesondere wenn sie in TUTIN et alii (1964–1993) und RECHINGER (1943) gebraucht werden. Erscheint die Zuordnung zu einer der in Frage kommenden Unterarten nicht praktikabel, wird dies durch den Zusatz *[s.l.]* ausgedrückt. Entsprechen die morphologischen Merkmale zwar in hohem Maße, aber nicht exakt den Beschreibungen aus der Literatur, wird „*s.l.*“ ohne Klammer dem Artnamen hinzugefügt. Wird kein Name einer Subspezies angeführt, handelt es sich um die Nominat-Unterart, sofern Unterarten unterschieden werden.

Mit dem Zeichen „°“ werden die floristischen Nachweise gekennzeichnet, die auf Angaben in der jüngeren Literatur (1943 und später; vergleiche dazu auch BÖHLING 1994) beruhen. Angaben der „Flora Aegaea“ wurden nur aufgenommen, wenn sie auf Aufsammlungen von RECHINGER persönlich zurückzuführen sind. Zusätzlich enthält die Tabelle, mit „°°“ gekennzeichnet, Nachweise aus dem Frühjahr 1988, die freundlicherweise von Herrn KALHEBER zur Verfügung gestellt wurden.

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Acer sempervirens [A. orientale]	x	5	3	1	P	eä	Acer
Aceras anthropophorum°	2_	3_	4_	1	K	n	Orch
Adiantum capillus-veneris	3	6	5	1	H	k	Adia
Adonis microcarpa	4	2	5	1	T	mm	Ranu
Aegilops biuncialis [A. lorentii]	x	x	x	2	T	mm	Poac
A. biuncialis var. *archipelagica*	4	1	5	2	T	me	Poac
A. comosa	4	2	5_	2	T	eä	Poac
A. caudata [A. markgrafii, A. dichasians]	4	1	5	1	T	me	Poac
A. peregrina [A. uniaristata]	4	2	5	2	T	s	Poac
A. triuncialis	3_	2	3_	1	T	mm	Poac
Aeluropus lagopoides	4	6w	5	4	H	p	Poac
A. littoralis	4	6w	5	4	H	ö	Poac
Aetheorhiza bulbosa subsp. *microcephala*	x	4	x	2	K	me	Aste
Aethionema saxatile subsp. *creticum*	1	4	5	1	H	eä	Bras
Agrostemma githago°°	x	3_	x	1	T	k	Cary
Ailanthus altissima	4	4	3	1	P	ö	Sima
Aira cupaniana	x	2	2	1	T	mm	Poac
A. elegantissima	x	x	2	2	T	n	Poac
Ajuga chamaepitys subsp. *chia*°	x_	3_	x_	1	H	ö	Lami
A. iva	x	4	4_	1	H	mm	Lami
A. orientalis	x	3	4_	1	H	ö	Lami
Alcea ficifolia [A. rosea]	x	5	4_	1	H	p	Malv
Alkanna tinctoria	x	3	3	1	H	mm	Bora
Allium ampeloprasum	2	5	3	1	K	mm	Alli
A. bourgeaui subsp. *cycladicum*°	x	3_	x	x	K	eä	Alli
A. cupani subsp. *hirtovaginatum*	x	2	x	1	K	mm	Alli
A. guttatum subsp. *sardoum* *[A. margarithaceum]*	x	2	5	1	K	mm	Alli
A. luteolum	1	3	5	1	K	ez	Alli
A. nigrum°°	x_	4_	2_	1_	K	mm	Alli
A. paniculatum subsp. *fuscum*	3	4w	4_	1	K	me	Alli
A. roseum	3	4	3	1	K	mm	Alli
A. staticiforme	4	2	5	2	K	me	Alli
A. subhirsutum	x	3	5	1	K	mm	Alli
A. trifoliatum	3	3	3	1	K	mm	Alli
Alnus glutinosa	3	7g	3	1	P	n	Betu

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Alyssum foliosum	1	3	4	1	T	me	Bras
A. simplex [A. minus]	4	2	5	1	T	ö	Bras
A. smyrnaeum	1	3	4	1	T	eä	Bras
A. umbellatum	x	2	2	1	T	me	Bras
Amaranthus albus	4	3	3	1	T	k	Amat
A. blitoides	4_	2	3	1	T	p	Amat
A. cruentus	4	3	3	1	T	s	Amat
A. graecizans	4	3	3	1	T	mm	Amat
A. hypochondriacus	4	3	3	1	T	k	Amat
A. retroflexus	3	3	3	1	T	k	Amat
A. viridis	4	3	3	1	T	k	Amat
Ammi majus	4	3	3	1	C	s	Apia
Ammophila arenaria subsp. *arundinacea*	4	3	5	2	K	mm	Poac
Anacamptis pyramidalis	4	2	5	1	K	n	Orch
Anagallis arvensis	x	x	x	2	T	k	Prim
A. minima [Centunculus minimus]°	3_	6w_	2_	1	T	p	Prim
Anagyris foetida	3	4	5	1	P	mm	Faba
Anchusa azurea [A. italica]	3	3	x_	1	H	p	Bora
A. hybrida [A. undulata subsp. *hybrida]*	3	4	3	1	H	mm	Bora
A. sartorii	4	2	2	1	H	eä	Bora
Andropogon distachyos	3	2	5	1	H	mm	Poac
Andryala integrifolia	4	3	3	1	T	mm	Aste
Anemone coronaria	3	3	5	1	H	mm	Ranu
A. pavonina	2	4	5	1	K	mm	Ranu
Anogramma leptophylla	2	4	1_	1	T	k	Hemi
Anthemis auriculata	2	4	3	1	T	me	Aste
A. chia	3	3	3	1	T	me	Aste
A. rigida [A. cretica]	x	x	2	2	T	eä	Aste
A. tomentosa°	x_	3_	4_	2_	T	me	Aste
Anthoxanthum aristatum	2	x	x	1	T	mm	Poac
A. odoratum	x	4	1	1	H	n	Poac
A. ovatum	x	2	1	1	T	mm	Poac
Anthyllis hermanniae	x	3	x	2	C	mm	Faba
A. vulneraria subsp. *rubriflora*	x	2	x	2	T	mm	Faba
Apium graveolens	3	5	3	2	H	k	Apia
A. nodiflorum	3	6	3	1	H	k	Apia

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Aptenia cordifolia	3	2	3	2	H	p	Aizo
Arabidopsis thaliana	2	3	2	1	T	k	Bras
Arabis verna	2	3	x	1	T	mm	Bras
Arbutus unedo	3	5	1	1	P	n	Eric
Arenaria leptoclados							
[A. serpyllifolia subsp. *leptoclados]*	x	2	4	1	T	k	Cary
A. muralis	3	2	5	1	T	eä	Cary
Arisarum vulgare	x	3	4	1	K	mm	Arac
Aristolochia rotunda	3	3	3	1	K	mm	Aris
Arrhenatherum palaestinum	2	3	5	1	K	me	Poac
Artemisia arborescens	4	3	3	1	P	mm	Chen
Arthrocnemum macrostachyum							
[A. glaucum]	4	6	5	4	C	mm	Chen
Arum concinnatum	3	5	4_	1	K	me	Arac
Arundo donax	4	5	3	2	H	ö	Poac
Asclepias fruticosa							
[Gomphocarpus fruticosus]	3	5	3	1	H	p,d	Ascl
Asparagus aphyllus	x	2	5	2	C	mm	Aspa
A. acutifolius °	x_	4_	4_	1	C	mm	Aspa
Asperula abbreviata	2	2	5	1	C	ez	Rubi
Asphodeline liburnica	3	3	5	1	K	n	Asph
Asphodelus fistulosus	4	2	x	1	K	mm	Asph
A. ramosus							
[A. aestivus auct., *A. microcarpus]*	x	2	4	1	K	mm	Asph
Asplenium ceterach [Ceterach officinarum]	x	2w	4	1	H	p	Aspl
A. obovatum	x	3w	2	1	H	mm	Aspl
A. onopteris °	2_	4_	2_	1	H	n	Aspl
A. trichomanes °°	1_	4_	x	1	H	k	Aspl
Aster squamatus	4	4	3	1	T	s	Aste
Asteriscus aquaticus siehe *Nauplius*							
Asteriscus spinosus [Pallenis spinosa]	3	2	4	1	T	mm	Aste
Asterolinon linum-stellatum	x	2	x	2	T	mm	Lina
Astragalus boeticus	4	3_	3_	2	T	mm	Faba
A. hamosus	x	3	4	1	T	ö	Faba
A. pelecinus [Biserrula pelecinus]	4	2	2_	1	T	mm	Faba
A. sinaicus	x	3	4	1	T	mm	Faba

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Astragalus spruneri	3	2	4_	2	H	me	Faba
Athyrium filix-femina	1	6	3	1	H	n	Athy
Atractylis cancellata	4	1	4	1	T	mm	Aste
A. gummifera	3	2	x	1	H	mm	Aste
Atriplex halimus	3	5	5_	4	C	mm	Chen
A. patula	4	6	5	3	T	p	Chen
A. portulacoides [Halimione portulacoides]	3	5	5	4	C	n	Chen
A. prostrata [A. hastata]	3	5	5	3	T	p	Chen
Avellinia michelii	3_	2	2_	1	T	mm	Poac
Avena barbata agg.	x	x	x	2	T	p	Poac
A. barbata s.str.	x	x	x	2	T	p	Poac
A. matritensis	4_	2	5_	1	T	mm	Poac
A. wiestii	3_	2	2_	1	T	mm	Poac
A. byzantina [A. sativa agg.*]*	x	3	3	1	T	ö	Poac
A. sterilis agg.	x	x	x	2	T	p	Poac
A. ludoviciana	4_	x	x	2	T	p	Poac
A. sterilis s.str.	x	3_	5_	2	T	p	Poac
Ballota acetabulosa	x	3	x	1	H	eä	Lami
Barlia robertiana [Himantoglossum longibracteatum]	2	3	4	1	K	mm	Orch
Bellardia trixago	4	3	x	1	T	s	Scro
Bellis perennis	1_	4_	4_	1	H	p	Aste
B. sylvestris	2	4	3_	1	H	mm	Aste
Bellium minutum°	4	2_	4_	2	T	me	Aste
Beta adanensis	4	6	5	4	T	me	Chen
Beta maritima [B. vulgaris subsp. *maritima]*	4	3	5	1_	C	p	Chen
Biscutella didyma [B. ciliata]	x	2	x	2	T	mm	Bras
Bituminaria bituminosa [Psoralea bituminosa]	4	3	5	1	H	mm	Faba
Blackstonia perfoliata	3	5	5	1	T	n	Gent
B. perfoliata subsp. *intermedia*	3_	2_	5_	1	T	mm,d	Gent
Bolanthus graecus [Saponaria graeca, Gypsophila ocellata]°	1	3_	5	1	H	eg	Cary
Bonannia graeca	3_	2_	1_	1	H	me,d	Apia
Borago officinalis	3_	4_	3_	1	T	n	Bora

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Brachypodium distachyon siehe *Trachynia*							
B. sylvaticum	3	5	4	1	H	p	Poac
Brassica cretica subsp. *aegaea*	3	2	5	1	H	me	Bras
B. tournefortii	4	3	5	2	T	mm	Bras
Briza humilis [B. spicata]	1	3	4_	1	T	me	Poac
B. maxima	x	2	x	1	T	k	Poac
B. minor	3_	5	3_	1	T	k	Poac
Bromus caroli-henrici							
[B. alopecuros subsp. *caroli-henrici]*	4	2	2_	1	T	eä	Poac
B. diandrus	3	5	3	1	T	mm	Poac
B. fasciculatus	x	2	x	2	T	mm	Poac
B. hordeaceus subsp. *divaricatus*	3_	5_	4_	1	T	n	Poac
B. intermedius	x	2	x	1	T	mm	Poac
B. lanceolatus °	3_	3_	4_	2_	T	ö	Poac
B. madritensis	x	2	x	2	T	mm	Poac
B. madritensis subsp. *haussknechtii*	2_	3_	4_	1	T	ö	Poac
B. rigidus	4	3	3	2	T	mm	Poac
B. rigidus var. *ambigens*	x_	2_	3_	2_	T	p	Poac
B. rubens	4	1	5	2	T	mm.	Poac
B. scoparius	3_	4	1_	1	T	mm	Poac
B. sterilis	2	3	x	1	T	n	Poac
B. tectorum	x	2	x	2	T	n	Poac
Bryonia cretica	3_	4	3	1	K	me	Cucu
Bunias erucago	3	4	3	1	T	mm	Bras
Bupleurum aira °	3_	2_	4_	1_	T	en	Apia
B. gracile	3	2	4	1	T	me	Apia
B. semicompositum	4	2	5	2	T	mm	Apia
B. trichopodum	1	3	x	1	T	me	Apia
Cakile maritima	3_	2	5	3	T	n	Bras
Calendula arvensis	3	3	2	1	T	ö	Aste
Calepina irregularis	4	6	3	1	T	ö	Bras
Calicotome villosa	x	3	x	2	P	mm	Faba
Callitriche brutia [C. pedunculata]	3	7w	2	1	T	n	Call
Calystegia sepium	3	7	3	1	K	k	Conv
C. soldanella	3	2	5	3	K	k	Conv
Campanula calaminthifolia	2	4	5	1	H	ez	Camp

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Campanula erinus	x	3	5	1	T	mm	Camp
C. heterophylla	2	4	5	1	H	ez	Camp
Capparis spinosa subsp. *rupestris* *[C. orientalis]*	3	3	5	2	C	mm	Capp
Capsella bursa-pastoris	3	4	3	1	T	k	Bras
Cardamine graeca°	2_	3	3_	1	T	ö	Bras
C. hirsuta	2	3	3	1	T	k	Bras
Cardaria draba	3	4	5	1	H	k	Bras
*Carduus pycnocephalus [*s.l.*]*	x	x	x	1	T	mm	Aste
Carex distachya	3	4	3	1	H	mm	Cype
C. distans	x	6	3	1	H	p	Cype
C. divisa	x	6w	2_	2	K	p	Cype
C. divulsa subsp. *leersii [C. polyphylla]*	2	5	3	1	H	p	Cype
C. extensa°	x	5_	5	3_	H	n	Cype
C. flacca subsp. *serrulata*	x	x	4	1	K	mm	Cype
C. hallerana	x	3	4	1	K	mm	Cype
C. illegitima°	x_	2	x_	1	K	me	Cype
C. otrubae	3	6g	3	1	H	n	Cype
C. punctata	4	6	5_	3	H	n,d	Cype
Carlina corymbosa°	x	3_	4_	2	H	mm	Aste
C. corymbosa subsp. *graeca*	x	3	4	2	H	eä	Aste
Carpobrotus acinacifolius°°	4	3_	x	2	H	p	Aizo
C. edulis	4	3	x	2	H	p	Aizo
Carthamus lanatus subsp. *baeticus* *[C. creticus]*	x	3	4	2	T	me	Aste
Carum multiflorum	1	3	5	1	H	me	Apia
Catapodium marinum [Desmazeria marina]	4	3w	5	3	T	mm	Poac
C. rigidum *[Desmazeria rigida* subsp. *rigida]*	x	2	x	2	T	mm	Poac
Centaurea atropurpurea [C. oliveriana]	3	4	5	1	H	ez	Aste
C. raphanina subsp. *mixta [C. mixta]*	x	3	x	2	H	eä	Aste
C. solstitialis°	2_	3_	3_	1	T	p	Aste
*C. spinosa [*s.l.*]*	4	2	1	2	C	eä	Aste
Centaurium maritimum	3	5w	2_	2	T	mm	Gent
C. pulchellum	4_	x	4_	2	T	p	Gent
C. spicatum	4	6	4_	3	T	ö	Gent

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Centaurium tenuiflorum	3_	2	4_	1	T	mm	Gent
C. tenuiflorum subsp. *acutiflorum*	4_	x	4	2	T	mm	Gent
Centranthus calcitrapae	x	2	4	1	T	mm	Vale
Cephalanthera longifolia	1	5	1	1	K	p	Orch
Cerastium comatum							
[C. illyricum subsp. *comatum]*	x	2	x	1	T	me	Cary
C. glomeratum	x_	3	3	1	T	k	Cary
C. pumilum subsp. *glutinosum*	x	2	2	1_	T	p	Cary
C. runemarkii	1	4	2_	1	H	eä	Cary
C. semidecandrum [C. pentandrum]	2	2	2	1	T	p	Cary
Ceratonia siliqua	4	3	4	1	P	mm	Caes
Cerinthe major	3	4	3	1	T	mm	Bora
Chamomilla recutita							
[Matricaria chamomilla]	3	3	3	2	T	n	Aste
Cheilanthes acrostica							
[C. pteridioides p.p., *C. fragrans* p.p.*]*	x	3w	4	1	H	ö	Sino
C. maderensis							
[C. pteridioides p.p., *C. fragrans* p.p.*]*	3_	3w	1	1	H	mm	Sino
Chenopodium album	x	4	3	1	T	k	Chen
C. multifidum	2	5	3_	1	C	s	Chen
C. murale	4	4	3_	2	T	k	Chen
Chondrilla juncea	x	3	2	1	H	ö	Aste
Chrozophora tinctoria	4	3	3	1	T	ö	Euph
Chrysanthemum coronarium	3	3	3	2	T	mm	Aste
C. segetum	x	3	2	1	T	n	Aste
Cichorium endivia subsp. *divaricatum*							
[C. pumilum]	4	4w	x	2	T	me	Aste
C. intybus subsp. *glabratum*	x	3	x	2	H	k	Aste
Cionura erecta	3	5	3	1	C	me	Ascl
Cirsium creticum	x	6	3	1	H	me	Aste
Cistus creticus [C. villosus subsp. *creticus]*	x	3	x	2	C	me	Cist
C. monspeliensis	3	3	3_	2	C	mm	Cist
C. parviflorus °	4	2_	5	2	C	me	Cist
C. salviifolius	3	3	2	1	C	p	Cist
Citrullus colocynthis [Colocynthis vulgaris]	4	3	3	1	K	s	Cucu
Clematis cirrhosa	x	4	4	1	P	mm	Ranu

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Clypeola jonthlaspi	x	2	x	1	T	mm	Bras
Cnicus benedictus	x	3	x	1	T	ö	Aste
Colchicum cupanii	3_	2	3_	1	K	mm	Colc
C. pusillum	x	3	5	1	K	me	Colc
C. variegatum	x	2	5	1	K	me	Colc
Convolvulus althaeoides	x	3	x	1	K	mm	Conv
C. arvensis	x	3	3	1	K	k	Conv
C. dorycnium	4	2	3_	1	C	me	Conv
C. elegantissimus							
[C. althaeoides subsp. *tenuissimus]*	2_	3	4_	1	K	mm	Conv
C. oleifolius	3	3	5	1	C	me	Conv
C. siculus	3_	2_	5_	1	T	mm	Conv
Conyza bonariensis	4	2	3	1	T	s	Aste
C. canadensis [Erigeron canadensis]	4	5	3	1	T	k	Aste
Coridothymus capitatus [Thymus capitatus]	x	3	5	2	C	mm	Lami
Coronilla cretica siehe *Securigera cretica*							
Coronilla scorpioides	x	2	5	1	T	mm	Faba
Corynephorus divaricatus	3	2	4	2	T	mm	Poac
Cosentinia vellea [Cheilanthes catanensis]	4	2w	5	1	H	s	Sino
Crambe hispanica	4	6	3	1	T	mm	Bras
Crassula alata	x	1_	2_	1	T	ö	Cras
C. tillaea°°	x	5w_	2_	1_	T	n	Cras
C. vaillantii	4	6w	1_	1_	T	mm,d	Cras
Crataegus monogyna [s.l.]	2	4	x	1	P	n	Rosa
Crepis capillaris	3	4	3	1	T	n,d	Aste
C. commutata							
[C. foetida subsp. *commutata]*	x	3	4	2	T	me	Aste
C. foetida	x	4	2	1	T	n	Aste
C. fraasii	1	4	x	1	H	me	Aste
C. hellenica [C. neglecta p.p.*]*	x	2	x	2	T	ez	Aste
C. multiflora	x	3	x	2	T	eä	Aste
C. vesicaria	3	5	3_	2	T	mm	Aste
C. zacintha°	3_	4_	3_	1	T	mm	Aste
Cressa cretica	4	6	5_	4	T	s	Conv
Crithmum maritimum	4	2	x_	3	C	mm	Apia
Crocus cancellatus subsp. *mazziaricus*	1	3	3_	1	K	me	Irid

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Crocus cartwrightianus	x	3	x	2	K	eä	Irid
C. laevigatus	x	3	x	1	K	eä	Irid
C. tournefortii	2	3	5	1	K	eä	Irid
Crucianella angustifolia	3	2	5_	1	T	mm	Rubi
C. latifolia	x	2	5	1	T	mm	Rubi
Cruciata pedemontana							
[Galium pedemontanum]	1	3	3_	1	T	ö	Rubi
Crupina crupinastrum	x	2	4	1	T	mm	Aste
Crypsis aculeata	4	6w	5	3	T	ö	Poac
Cuscuta palaestina [C. globularis]	x	2	4_	1	T	me	Conv
C. planiflora	4_	3_	3_	1	T	ö	Conv
Cutandia maritima	4	3	5	2	T	mm	Poac
Cyclamen graecum	4_	3_	5_	1	K	me	Prim
C. hederifolium	x	x	5	1	K	mm	Prim
Cymbalaria longipes [Linaria longipes]°°	3_	2_	5	1_	H	me	Scro
C. microcalyx [Linaria microcalyx]°	4_	2_	5	x_	H	me	Scro
C. muralis	2	3	4_	1	H	n	Scro
Cymodocea nodosa	4	8	5	4	A	p	Cymo
Cynanchum acutum	3	5	3	2	H	mm	Ascl
Cynodon dactylon	4	3	3	1	K	p	Poac
Cynoglossum columnae	4	2	5	1	T	me	Bora
C. creticum	3_	3_	5	1	H	ö	Bora
Cynosurus echinatus	2_	3	x	1	T	mm	Poac
C. effusus	2_	3_	4_	1_	T	mm	Poac
Cyperus capitatus [Galilea mucronata]	4	3	4	2	K	mm	Cype
C. flavescens	3_	6	3_	1	T	k	Cype
C. fuscus	3_	6	3_	1	T	p	Cype
C. longus subsp. *badius*	3	7	3	1	K	mm	Cype
C. rotundus	4	5	4_	1	K	k	Cype
Cytinus hypocistis°	3_	3_	x_	1	K	mm	Raff
C. hypocistis subsp. *clusii*							
[C. hypocistis subsp. *kermesinus]*	3_	3_	4_	1	K	mm	Raff
Dactylis glomerata subsp. *hackelii*	3_	3_	4_	2_	H	mm	Poac
D. glomerata subsp. *hispanica*							
[D. hispanica]	x	2	x	2	H	mm	Poac
Dactylorhiza romana [Orchis romana]°	2_	5_	3_	1	K	me	Orch

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Dasypyrum villosum [Haynaldia villosa]	3_	3	5	1	T	mm	Poac
Datura stramonium	3	4	3	1	T	k	Sola
Daucus broteri °	3_	3_	4_	2	T	mm	Apia
D. carota subsp. *major*	x	3	2	1	H	me	Apia
D. carota subsp. *maximus*	4	3	2_	1	H	mm	Apia
D. guttatus	3	2	2	2	T	mm	Apia
D. involucratus	4	1	4_	2	T	eä	Apia
Delphinium peregrinum	x	2	x	1	T	me	Ranu
D. staphisagria	x	4	5	2	H	mm	Ranu
Dianthus cinnamomeus	x	2	x	1	C	eä	Cary
D. diffusus [D. pubescens]	3	2	2	1	C	eg	Cary
D. fruticosus [s.l.]	x	3	x	2	C	eg	Cary
Didesmus aegyptius [Rapistrum aegyptium]	4	3	5	1	T	me	Bras
Digitaria sanguinalis	4	6	3	1	T	p	Poac
Dittrichia graveolens [Inula graveolens]	4	3	3	1	T	mm	Aste
D. viscosa [Inula viscosa]	3	4	4_	1	H	mm	Aste
Doronicum orientale	1	5	3	1	H	ö	Aste
Dorycnium rectum	4	6	3	1	H	mm	Faba
Dracunculus vulgaris	3	3	4_	1	K	me	Arac
Dryopteris pallida	2	5	3	1	H	mm	Dryo
Ecballium elaterium	3	3	3_	1	H	mm	Cucu
Echinaria capitata	x	2	5	1	T	ö	Poac
Echinophora tenuifolia subsp. *sibthorpiana*	3	3	4	1	C	ö	Apia
Echinops graecus	4	3	3	1	H	eä	Aste
E. spinosissimus	4_	3_	3	2	C	me	Aste
Echium angustifolium [E. diffusum]	4	3	x	2	H	me	Bora
E. arenarium	4	x	4	1	H	mm	Bora
E. italicum subsp. *biebersteinii*	4	3	x	1	H	ö	Bora
E. lycopsis [E. plantagineum]	3	3	3	1	T	mm	Bora
E. parviflorum	3	2	5	2	T	mm	Bora
Elymus elongatus	4	6	4_	3	H	mm	Poac
E. farctus [Agropyron junceum p.p.*]*	4	4	5	3	K	mm	Poac
E. farctus subsp. *rechingeri*	4	3	5	3	H	me	Poac
E. striatulus *[Agropyron elongatum* var. *aegaea]* °	3_	3_	4_	3_	K	eä	Poac
Emex spinosus	4	2	3	2	T	p	Polo

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Enarthrocarpus arcuatus	4_	2_	3_	2	T	me	Faba
Ephedra foeminea							
[E. fragilis subsp. *campylopoda]*	3	2	x	2	P	me	Ephe
Epilobium hirsutum	4	7	3	1	H	k	Onag
E. lanceolatum	1	4	1_	1	H	n	Onag
E. parviflorum	4	6	3	1	H	p	Onag
E. tetragonum [E. adnatum]	3_	6_	3	1	H	p	Onag
Equisetum ramosissimum	3_	6	3	1	K	k	Equi
E. telmateia	3	7	3	1	K	p	Equi
Erica arborea	3_	4	1	1	P	s	Eric
E. manipuliflora [E. verticillata]	x	3	x	2	C	me	Eric
Erodium botrys	3	2	2	1	T	p,d	Gera
E. chium	4	2	5	1	T	mm	Gera
E. cicutarium	x	2	x	1	T	k	Gera
E. gruinum	4_	2	4_	1	T	me	Gera
E. laciniatum	4	2	4	2	T	mm	Gera
E. malacoides	4	2	3_	2	T	k	Gera
E. moschatum	x	2	x	2	T	k	Gera
E. neuradifolium	4	2	5_	1	T	ez	Gera
Erophila macrocarpa							
[E. verna subsp. *macrocarpa]*	2_	3_	3_	1	T	eä	Bras
E. praecox [E. verna subsp. *praecox]*	1	3	4	1	T	n	Bras
E. verna °	2_	3_	x_	1	T	p	Bras
Erucaria hispanica [E. myagroides]	4	3	3	1	T	s	Bras
Eryngium campestre	x	3	x	2	H	p	Apia
E. maritimum	4	2	5	3	H	mm	Apia
Erysimum hayekii							
[E. pusillum subsp. *hayekii]*	x	x	2	1	H	eä	Bras
E. naxense	1	4	4	1	C	en	Bras
Eupatorium adenophorum	3	5	3	1	C	s	Aste
Euphorbia characias	2	4	4	1	C	mm	Euph
E. dendroides	3	3	5	2	P	mm	Euph
E. exigua	3	2	x	1	T	mm	Euph
E. falcata	4	x	x	1	T	ö	Euph
E. helioscopia	3	4	4	1	T	k	Euph
E. hirsuta [E. pubescens]	3	6	3	1	C	mm	Euph

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Euphorbia paralias	4	2	4	3	K	mm	Euph
E. peplis	3	5	5	4	K	mm	Euph
E. peplus	x	x	x	1	T	k	Euph
E. terracina	4	x	4	2	H	mm	Euph
Ferula communis °	x	4_	4_	1	H	mm	Apia
Festuca arundinacea subsp. *fenas*	3	7	2_	1	H	mm	Poac
F. arundinacea subsp. *orientalis*	4	6	4_	3	H	p	Poac
F. jeanpertii	1	3	5	1	H	me	Poac
Ficus carica	3_	3	x	1	P	ö	Mora
Filago aegaea subsp. *aristata*	x	2	4	1	T	me	Aste
F. contracta [Evax contracta]	x	2	x	1	T	me	Aste
F. cretensis	2	2	3_	1	T	eä	Aste
F. eriocephala	3	2	2	1	T	me	Aste
F. gallica [Logfia gallica]	x	2	2	2	T	mm	Aste
F. pygmaea [Evax pygmaea]	4	1	2_	1	T	mm	Aste
F. pyramidata [F. spathulata]	4	2	5	1	T	mm	Aste
F. vulgaris [F. germanica]	x	2	2	1	T	p	Aste
Foeniculum vulgare	x	3	3	1	H	ö	Apia
Frankenia hirsuta	4	2	x	4	H	ö	Fran
F. pulverulenta	4	2	x_	3	T	p	Fran
Fraxinus ornus	1	5	2	1	P	mm	Olea
Fuirena pubescens	3	7	2	1	K	p,d	Cype
Fumana arabica	4	2	x	1	C	p	Cist
F. thymifolia	x	2	5	2	C	mm	Cist
Fumaria capreolata	4	4	3_	1	T	n	Papa
F. judaica	4	3	3	1	T	me	Papa
F. kralikii	2	3	3	1	T	me	Papa
F. macrocarpa	4	3	3	2	T	me	Papa
F. officinalis	x	3	3_	1	T	p	Papa
F. parviflora	4	2	4_	1	T	p	Papa
Gagea fibrosa	3	1	5_	1	K	ö	Lili
G. graeca [Lloydia graeca]	x	3	x	1	K	me	Lili
G. peduncularis	2	3	x	1	K	mm	Lili
Galanthus ikariae [s.l.]	1	4	4	1	K	ez	Amar
Galium amorginum	1_	3	1_	1	H	eä	Rubi
G. aparine	x	3	x	2	T	k	Rubi

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Galium monachinii	2	3	5	1	T	eä	Rubi
G. murale	x	2	x_	1	T	mm	Rubi
G. recurvum	x	2	2	1	T	me	Rubi
G. setaceum	4	2	5	1	T	s	Rubi
G. spurium	x	2	x	1	T	p	Rubi
G. verrucosum [G. valantia]	3_	3_	5_	2	T	mm	Rubi
Gastridium phleoides	x	2	x	1	T	mm	Poac
G. ventricosum	3_	2_	5_	1	T	mm	Poac
Genista acanthoclada	x	4	x	2	P	me	Faba
Geocaryum macrocarpum [Huetia cynapioides subsp. *macrocarpa]°*	x	4_	4_	1_	K	me	Apia
Geranium columbinum°	3	3_	4	1	T	n	Gera
G. dissectum	3_	6	3_	1	T	k	Gera
G. lucidum	x	2	4	1	T	p	Gera
G. molle	x	2	2	1	T	k	Gera
G. molle subsp. *brutium*	2	3_	4_	1	T	me	Gera
G. robertianum	1	3	x_	1	T	k	Gera
G. robertianum subsp. *purpureum*	x	2	x	1	T	mm	Gera
G. rotundifolium	4_	5w	3	1	T	p	Gera
Gladiolus illyricus	3	4	4_	1	K	mm	Irid
G. italicus	4_	3	5	1	K	mm	Irid
Glaucium corniculatum	4	1	5_	1	T	mm	Papa
G. flavum	4	3	3	2	H	mm	Papa
Gynandriris sisyrinchium	4	2	x	1	K	mm	Irid
Halocnemum strobilaceum [Salicornia strobilacea]	4	7	5	4	C	ö	Chen
Hedera helix	1	5	x	1	C	n	Aral
Hedypnois cretica [H. polymorpha, H. rhagadioloides]	x	x	x	2	T	mm	Aste
Hedysarum spinosissimum	4	1	5	2	T	mm	Faba
Helianthemum aegyptiacum	4	2	2	1	T	mm	Cist
H. apenninum	3	3	3_	2	C	n	Cist
H. salicifolium	x	2	5	1	T	p	Cist
Helichrysum conglobatum [H. siculum, H. stoechas subsp. *barrelieri]*	x	3	4	2	C	me	Aste
H. italicum	3	3_	3_	1	C	mm	Aste

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Helichrysum italicum subsp. *microphyllum*	x	3	2_	2_	C	mm	Aste
Helictotrichon agropyroides [H. cycladum]	x	2	4	1	H	eä	Poac
Heliotropium dolosum	4	3	3	1	T	ö	Bora
H. hirsutissimum	4	3	3	1	T	me	Bora
Herniaria cinerea							
[H. hirsuta subsp. *cinerea]*	4	2	5_	1	T	ö	Cary
H. hirsuta	x	2	5_	2	T	p	Cary
Hieracium psaridianum s.l.	1	3	1	1	H	me	Aste
Hippocrepis biflora							
[H. unisiliquosa subsp. *bisiliqua]*	x	2	4_	1	T	mm	Faba
H. ciliata	3	2	4	1	T	mm	Faba
H. emerus °	x	3_	5	1	P	n	Faba
Hirschfeldia incana	x	3	4	1	H	n	Bras
Holcus annuus [H. setiglumis]	3_	5_	2_	1	T	mm	Poac
Holosteum umbellatum	1	3	4_	1	T	p	Cary
Hordeum bulbosum	x	3	x	1	K	p	Poac
H. geniculatum [H. hystrix]	4	6	5_	1_	T	n	Poac
H. glaucum [H. murinum subsp. *glaucum]*	x	2	5_	2	T	ö	Poac
H. leporinum							
[H. murinum subsp. *leporinum]*	x	3	x	2	T	k	Poac
H. marinum	4	6	5	4	T	n	Poac
H. vulgare	x	3	x	1	T	k	Poac
Hymenocarpus circinnatus	x	2	4	1	T	mm	Faba
Hymenonema graecum	3	2	5_	1	H	eä	Aste
Hyoscyamus albus	x	3	4_	1	H	mm	Sola
Hyoseris radiata subsp. *graeca*	4	3	5	2	H	eä	Aste
H. scabra	x	2_	5	1	T	mm	Aste
Hyparrhenia hirta [Cymbopogon hirtus,							
Andropogon hirtus]	4	3	3_	1	H	s	Poac
Hypecoum procumbens	4_	2	x	2	T	mm	Papa
Hypericum empetrifolium	x	2	5	1	C	me	Hype
H. hircinum subsp. *albimontanum*	3	7	2	1	P	eä	Hype
H. perfoliatum s.l.	x	3	x	1	H	mm	Hype
H. perforatum subsp. *angustifolium*	3	4	3	1	H	mm	Hype
H. spruneri	1	4	3_	1	H	me	Hype
H. triquetrifolium [H. crispum]	4	3	2	1	H	mm	Hype

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Hypochoeris achyrophorus [H. aethnensis]	x	2	x	2	T	mm	Aste
H. cretensis	2	4	3_	1	H	mm	Aste
H. glabra	1	3	2_	1	T	n	Aste
H. radicata	3_	3	1_	1	H	n	Aste
Illecebrum verticillatum	2	8	2	1	T	n	Cary
Imperata cylindrica	4	3	4	2	K	s	Poac
Isoetes histrix	3_	6w	2_	1	H	n	Isoe
Juncus acutus	3	6	5	3	H	p	Junc
J. articulatus	3	7	2	1	H	k	Junc
J. bufonius	x	6	2	1	T	k	Junc
J. capitatus	3	5w	2	1	T	p	Junc
J. heldreichianus	x	6	4	x	H	me	Junc
J. hybridus	4	5	2	1	T	mm	Junc
J. maritimus	4	7	5	3	K	k	Junc
J. subulatus	4	6	4	x	K	mm	Junc
Juniperus macrocarpa							
[J. oxycedrus subsp. *macrocarpa]*	4	3	5	2	P	mm	Cupr
J. phoenicea	4	2	5	2	P	mm	Cupr
Jurinea consanguinea							
[J. mollis subsp. *anatolica]*	3	2	4	1	H	me	Aste
Kickxia elatine subsp. *crinita [K. sieberi]*	3_	5w_	3_	1	T	mm	Scro
Lactuca serriola	4	4	5_	1	T	n	Aste
L. viminea [Scariola viminea]	2	3	5	1	H	mm	Aste
Lagoecia cuminoides	x	2	x	1	T	mm	Apia
Lagurus ovatus	3	2	x	2	T	mm	Poac
L. ovatus subsp. *nanus*	4	2	x	2	T	mm	Poac
Lamarckia aurea	4	2	x	1	T	mm	Poac
Lamium amplexicaule	x	2	3	1	T	k	Lami
L. garganicum subsp. *striatum*	2	5	2	1	H	eä	Lami
Lathyrus annuus [L. chius]	3_	4	1	1	T	ö	Faba
L. aphaca	4	4	3	1	T	p	Faba
L. articulatus	4	3	x	1	T	mm	Faba
L. cicera	x	3	3_	1	T	ö	Faba
L. clymenum°	x_	3_	x_	1_	T	mm	Faba
L. ochrus	4_	3_	4_	1	T	mm	Faba
L. saxatilis	3	3	4_	1	T	mm	Faba

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Lathyrus sphaericus	3	4	3_	1	T	p	Faba
Lavandula stoechas	3	3	2	1	C	mm	Lami
Lavatera bryoniifolia	4	4	4_	1	H	me	Malv
L. cretica	4	3	3	2	T	mm	Malv
Legousia falcata	3	2	5	1	T	mm	Camp
L. hybrida	x	3	5	1	T	n	Camp
L. pentagonia°	x_	2_	3_	1_	T	mm	Camp
Lemna minor	4	8	x_	1	A	k	Lemn
Leontice leontopetalum	4	2	5	2	K	ö	Berb
Leontodon crispus subsp. *graecus*°	1_	3_	x_	1	H	eg	Aste
L. hispidus	2	3	5	1	H	n	Aste
L. tuberosus	x	x	x	2	H	mm	Aste
Lepidium graminifolium	3_	3_	4_	1	H	n	Bras
L. spinosum	3_	6	3	1	T	mm	Bras
Limodorum abortivum°	2_	4_	4_	1	K	n	Orch
Limonium echioides	4	2	5	2	T	mm	Plum
L. graecum	4	2	5	4	C	me	Plum
L. narbonense *[L. vulgare* subsp. *serotinum]*	4	5	5	4	H	mm	Plum
L. sinuatum	4	2	2	2	H	mm	Plum
L. virgatum	4	2	5	4	H	me	Plum
Linaria chalepensis°°	4_	3_	x_	1_	T	ö	Scro
L. micrantha	4	2	5	1	T	mm	Scro
L. pelisseriana	x	2	2	1	T	mm	Scro
L. triphylla	4	2	5_	1	T	mm	Scro
Linum bienne [L. angustifolium]	3	2	3	1	H	mm	Lina
L. corymbulosum [L. liburnicum, L. strictum subsp. *corymbulosum]*	3_	3	2_	1	T	s	Lina
L. nodiflorum	4	2	5	2	T	ö	Lina
L. strictum	3	3	3_	1	T	ö	Lina
L. strictum subsp. *spicatum*	x	2	x	2	T	p	Lina
L. trigynum [L. gallicum]	x	2	2	1	T	mm	Lina
Lithospermum arvense	3	3	4_	2	T	k	Bora
L. sibthorpianum *[L. arvense* var. *sibthorpianum]*	1	3	4	1	T	k	Bora
Lolium rigidum [L. strictum]	x	x	x	2	T	k	Poac

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Lolium rigidum subsp. *lepturoides*	4	4	5	3	T	me	Poac
Lomelosia brachiata *[Tremastelma palaestinum]*	4	2	5_	1	T	me	Dips
L. divaricata [Scabiosa sicula]	3_	2	4	1	T	me	Dips
Lonicera etrusca	2	4	4	1	C	mm	Loni
Lotus angustissimus	x	5	2_	1	T	mm	Faba
L. conimbricensis	4	2	2_	1	T	mm	Faba
L. cytisoides	4	3	4	2	H	mm	Faba
L. edulis	4	3	x	1	T	mm	Faba
L. halophilus	4	2	5	2	T	mm	Faba
L. ornithopodioides	4_	2	x	1	T	mm	Faba
L. palustris	x_	6	3_	1	H	mm	Faba
L. parviflorus	x	x	2	1	T	mm	Faba
L. peregrinus	4	2	5	1	T	me	Faba
L. preslii	4	5_	3_	2	H	mm	Faba
L. subbiflorus [L. hispidus, L. suaveolens]	x_	6w	2_	2_	T	n	Faba
L. tetragonolobus *[Tetragonolobus purpureus]*°°	4_	3_	3_	x_	T	mm	Faba
Lupinus angustifolius	4	3	2	1	T	mm	Faba
L. pilosus [L. varius subsp. *orientalis]*	3	4	4	1	T	me	Faba
Luzula nodulosa	2	4	x	1	H	mm	Junc
Lycium europaeum	3	4	3	2	P	mm	Sola
Lycopus europaeus	3	7	3	1	C	p	Lami
Lythrum hyssopifolia	x	6w	3_	1	T	p	Lyth
L. junceum	4	7	3_	1	H	mm	Lyth
Malabaila involucrata	x	3	5	1	H	me	Apia
Malcolmia chia	x	2	4_	2	T	me	Bras
M. flexuosa subsp. *naxensis*	4	2	5	2_	T	eä	Bras
Malva aegyptia	4	1	x	1	T	p	Malv
M. cretica	x	2	5	1	T	mm	Malv
M. parviflora	4_	2	x	1	T	ö	Malv
M. sylvestris	4_	3	3_	1	H	n	Malv
Mandragora autumnalis	x	2	x	1	K	mm	Sola
Marrubium vulgare	x	3	4_	1	H	p	Lami
Matthiola incana	4	2	5	2	C	p	Bras
M. sinuata	4	2	5_	2	C	mm	Bras

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Matthiola tricuspidata	4	3	5	2	T	mm	Bras
Medicago arabica	2_	4_	3_	1	T	k	Faba
M. arborea	4_	3	4	2	P	mm	Faba
M. ciliaris	4	2	5_	1	T	mm	Faba
M. constricta [M. globosa auct.*]*	x	2	5_	1	T	me	Faba
M. coronata	x	2	x	1	T	mm	Faba
M. disciformis	4	2	x	1	T	mm	Faba
M. littoralis	x	2	x	2	T	mm	Faba
M. lupulina	3_	5	3	1	H	p	Faba
M. marina	4	2	5_	2	H	mm	Faba
M. minima	x	2	5_	1	T	k	Faba
M. monspeliaca [Trigonella monspeliaca]	x	2	x	1	T	mm	Faba
M. murex	x	5	2	1	T	mm	Faba
M. orbicularis	x	2	x	1	T	ö	Faba
M. polymorpha [M. hispida]	x	x	x	2	T	k	Faba
M. praecox	x	3	2	1	T	mm	Faba
M. rigidula	4_	2_	x	1	T	mm	Faba
M. rugosa°°	4_	3_	3_	1_	T	mm	Faba
M. sativa	x_	3	3	1	H	p	Faba
M. truncatula	x	x	x	1	T	mm	Faba
M. tuberculata [M. turbinata]	3	3	4	1	T	mm	Faba
Melica ciliata subsp. *taurica*	2	3	5_	1	H	me,d	Poac
M. minuta	x	2	x	1	H	mm	Poac
Melilotus indicus	4	3	4	2	T	k	Faba
M. italicus	4_	3_	4_	1	T	mm	Faba
M. messanensis	4	5	4_	2	T	mm	Faba
M. neapolitanus°	x	3_	4_	1	T	mm	Faba
M. sulcatus	4_	3	5_	2	T	mm	Faba
Melissa officinalis subsp. *altissima*	3	6	3	1	H	mm	Lami
Mentha longifolia subsp. *petiolata [M. sylvestris* p.p.*]*	3_	7	3_	1	H	me	Lami
M. pulegium subsp. *pulegioides*	4	6w	3_	1	H	eä	Lami
Mercurialis annua	x	3	4	1	T	k	Euph
Mesembryanthemum cristallinum°°	4_	2_	4_	x_	T	p	Aizo
M. nodiflorum	4	1	3	3	T	mm	Aizo
Micromeria siehe *Satureja*							

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Minuartia hybrida [M. tenuifolia]	x	3	4	1	T	ö	Cary
M. mediterranea	4	2	3_	1_	T	mm	Cary
M. verna subsp. *attica*	2	4	5	1	C	me	Cary
Misopates orontium	x	2	x	1	T	n	Scro
Moenchia graeca	2	3	2	1	T	me	Cary
Molineriella minuta [Aira minuta, Periballia minuta]°	3	2_	2_	1	T	mm	Poac
Montia minor [M. fontana subsp. *chondrosperma, "M. verna"]*	2	6w	2_	1	T	n	Port
Muscari commutatum	x	2	4	1	K	me	Hyac
M. comosum	x	4	5	1	K	mm	Hyac
M. cycladicum subsp. *subsessilis [Leopoldia cycladicum* subsp. *subsessilis]*	x	x	x	2	K	eä	Hyac
M. neglectum	2	4	5	1	K	ö	Hyac
M. pulchellum subsp. *clepsydroides*°	2_	3_	4_	1_	K	ez	Hyac
M. weissii	x	2	4	2	K	me	Hyac
Myosotis congesta	3	5w	2	1	T	mm	Bora
M. discolor subsp. *dubia*	2	5w	2	1	T	n	Bora
M. incrassata	1_	3_	2_	1	T	me	Bora
M. litoralis	x	2	4_	1	T	me,d	Bora
M. ramosissima	2_	3	x	1	T	n	Bora
Myrtus communis	3	6w	2	1	P	ö	Myrt
Narcissus serotinus	3	3	3_	2	K	mm	Amar
N. tazetta	3	5w	x	1	K	ö	Amar
Nasturtium officinale	x	7	3	1	K	k	Bras
Nauplius aquaticus [Asteriscus aquaticus, Bubonium aquaticum]	x	2	4	2	T	mm	Aste
Neatostema apulum [Lithospermum apulum]	4	1	x	2	T	mm	Bora
Neotinea maculata	2	4	4	1	K	mm	Orch
Nerium oleander	4	5	x	1_	P	mm	Apoc
Neslia paniculata°°	x	3_	3_	1_	T	p	Bras
Nicotiana glauca	4	3	4	2	P	s	Sola
Nigella damascena	4	2	5_	1	T	mm	Ranu
N. degenii [N. arvensis var. *glauca* x *involucrata]*	x	1	x	2	T	ez	Ranu

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Nigella doerfleri [N. arvensis agg.*]*	x	2	5_	1	T	eä	Ranu
Notobasis syriaca	4	2	5_	1	T	mm	Aste
Oenanthe pimpinelloides	2	5	2	1	H	mm	Apia
Olea europaea subsp. *oleaster* *[O. europaea* var. *sylvestris]*	x	2	x	2	P	mm	Olea
Onobrychis aequidentata	4	2	5	1	T	mm	Faba
O. caput-galli	x	2	x	2	T	mm	Faba
Ononis diffusa	4	3	4_	2	T	mm	Faba
O. ornithopodioides	4	2	5_	1	T	mm	Faba
O. pubescens°	4_	3_	x_	2_	T	mm	Faba
O. reclinata	4	2	4	1	T	ö	Faba
O. sieberi [O. viscosa subsp. *sieberi]*	4	2	2_	1	T	me	Faba
O. spinosa subsp. *antiquorum*	2_	3	2_	1	C	mm	Faba
O. spinosa subsp. *leiosperma*	3_	3	2_	1	C	me	Faba
O. variegata	4	2	5	2	T	mm	Faba
O. viscosa subsp. *breviflora*	4	2	5_	1	T	mm	Faba
Onopordum caulescens	4	2	5	2	H	ez	Aste
O. tauricum	x	3	4_	1	H	em	Aste
Onosma graeca	3	3	5	1	H	eä	Bora
Ophioglossum vulgatum°	2_	5_	x_	1	K	p	Ophi
Ophrys argolica°°	3_	3_	4_	1	K	me	Orch
O. bombyliflora	2_	3	5	1	K	mm	Orch
O. cretica [O. cretica subsp. *naxia, O. doerfleri]*	3	4	5	1	K	eä	Orch
O. ferrum-equinum	3	2	5	1	K	eä	Orch
O. fusca	3	2	5	1	K	mm	Orch
O. holosericea [O. fuciflora]	x	3	4	1	K	mm	Orch
O. iricolor [O. fusca subsp. *iricolor]*	2	3	4	1	K	me	Orch
O. lutea°	3_	3_	4_	1	K	mm	Orch
O. lutea subsp. *galilaea* *[O. lutea* subsp. *minor, O. sicula]*	3	3	4	1	K	me	Orch
O. mammosa *[O. sphegodes* subsp. *mammosa]*	4	2	5	1	K	me	Orch
O. omegaifera *[O. fusca* subsp. *omegaifera]*	x_	3	5	1	K	me	Orch
O. omegaifera subsp. *fleischmannii*	x_	2_	5	1	K	me	Orch

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Ophrys reinholdii	2_	4	3_	1	K	me	Orch
O. scolopax [*O. oestrifera* subsp. *bremifera*]	3	2	5	1_	K	mm	Orch
O. scolopax subsp. *heldreichii* [*O. oestrifera* subsp. *heldreichii*]	4	2	4	1	K	me	Orch
O. sphegodes	x	2	5	1	K	n	Orch
O. spruneri°°	3_	3_	5_	1	K	me	Orch
Opopanax hispidus	3	3	2_	1	H	ö	Apia
Opuntia ficus-barbarica [*O. ficus-indica*]	4	2	2	1	P	s	Cact
Orchis anatolica	x	3	5	1	K	me	Orch
O. collina [*O. saccata*]	3	2	5_	1	K	ö	Orch
O. morio°°	x	4_	4_	1	K	n	Orch
O. papilionacea	x	2	5	2	K	mm	Orch
O. provincialis°	2_	4_	3_	1	K	n	Orch
O. sancta	3	3	5	1	K	me	Orch
Origanum onites [*Majorana onites*]	x	3	4	1	C	me	Lami
O. vulgare subsp. *hirtum* ["*O. heracleoticum*"]	x	3	2_	1	C	me	Lami
Orlaya daucoides [*O. kochii, O. platycarpa* p.p.]	2	4	3	1	T	ö	Apia
Ornithogalum armeniacum	x	2	x	1	K	me	Hyac
O. comosum	x	2	x	1	K	mm	Hyac
O. dictaeum subsp. *naxense*	2	5	3_	1	K	eä	Hyac
O. montanum	x	x	x	1	K	me	Hyac
O. narbonense	3	3	3_	1	K	mm	Hyac
O. nutans	x	4	3	1	K	me	Hyac
O. umbellatum°	x	4_	x_	1_	K	n	Hyac
Ornithopus compressus	x	2	3_	1	T	mm	Faba
O. pinnatus	3_	5w	2_	1	T	mm	Faba
Orobanche alba	3_	2	5_	1	K	p	Orob
O. crenata	3	5	3	1	K	ö	Orob
O. minor	x	3	5	1	K	p	Orob
O. oxyloba	x	2	5	1	T	ö	Orob
O. picridis	x_	2	2_	1	K	n	Orob
O. pubescens [*O. versicolor*]	4	2	4_	2	K	mm	Orob
O. ramosa	3	5	3_	1	K	p	Orob

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Orobanche ramosa subsp. *mutelii*	3_	3	2_	1	K	ö	Orob
O. ramosa subsp. *nana*	4_	2	4_	2	K	ö	Orob
Osyris alba	3	3	5	1	P	mm	Sant
Othanthus maritimus [Diotis maritima]	4	2	5	2	C	mm	Aste
Oxalis pes-caprae [O. cernua]	4	3	3	1	K	p	Oxal
Pancratium maritimum	4	2	5	2	K	mm	Amar
Papaver argemone subsp. *nigrotinctum*	x	2	2	1	T	eä	Papa
P. dubium subsp. *lecoqii*	2	4	4_	1	T	mm	Papa
P. guerlekense [P. stipitatum]	4	2	3	1	T	eä	Papa
P. hybridum	3_	3_	4	1	T	n	Papa
P. purpureomarginatum	1	3	5	1	T	eä	Papa
P. rhoeas	x	2	x	2	T	k	Papa
Parapholis incurva	4	3	4_	3	T	mm	Poac
P. marginata	4	3	x	4	T	me	Poac
Parentucellia latifolia	1	2	4	1	T	mm	Scro
P. viscosa	3	4	4_	1	T	mm	Scro
Parietaria cretica	3	3	4	1	T	mm	Urti
P. judaica [P. vulgaris, P. diffusa]	3	x	4	1	H	ö	Urti
P. lusitanica	x	2	4_	1	T	mm	Urti
P. officinalis [P. erecta]	2	5	3	1	H	n	Urti
Paronychia argentea	4	2	x	2	H	mm	Cary
P. capitata°	x_	3_	5_	1	H	mm	Cary
P. echinulata	4	1	2	2	T	mm	Cary
P. macrosepala	x	2	x	2	H	me	Cary
Periploca graeca	3	7	3	1	C	me	Ascl
Petrorhagia armerioides [Tunica armerioides]	2	4	5	1	C	me	Cary
P. velutina [Kohlrauschia velutina]	x	x	2_	1	T	p,d	Cary
Phagnalon graecum	x	3	x	2	C	me	Aste
P. saxatile	4	3	2	1	C	mm,d	Aste
Phalaris aquatica	4_	3	2_	1	H	p	Poac
P. minor	4	x	x	2	T	mm	Poac
P. paradoxa	4	6w	4_	1	T	mm	Poac
Phillyrea latifolia [incl. P. media]	x	4	5	1	P	mm	Olea
Phleum crypsoides	4	2	5	2	T	me	Poac
P. exaratum [P. graecum subsp. *graecum]*	x	2	x	x	T	me	Poac

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Phleum exaratum subsp. *aegaeum* [*P. graecum* subsp. *aegaeum*]	x	2	4_	2	T	me	Poac
Phlomis fruticosa	x	3	5	1	P	mm	Lami
Phragmites australis	4	7	4	2	K	k	Poac
Phytolacca americana	4	6	3	1	H	p	Phyt
Picnomon acarna	x	3	x	1	T	mm	Aste
Picris altissima [*P. sprengeriana*]	4	3w	3_	1	T	mm	Aste
P. pauciflora	x	4	3_	1	T	mm	Aste
Pimpinella cretica	4	2	2_	1	T	me	Apia
Piptatherum coerulescens [*Oryzopsis coerulescens*]	x	x	4_	1	H	mm	Poac
P. miliaceum [*Oryzopsis miliacea*]	x	4	3_	2	H	mm	Poac
P. thomasii [*P. miliaceum* subsp. *thomasii*]	3_	3	5_	1	H	mm	Poac
Pistacia lentiscus	x	x	4	2	P	mm	Anac
P. terebinthus	2	5	5	1	P	mm	Anac
Plantago afra [*P. psyllium*]	x	2	x	1	T	mm	Plan
P. albicans	x	1_	x	2	H	mm	Plan
P. arenaria	4_	2	4_	2	T	p	Plan
P. bellardii	4_	1	2	2	T	mm	Plan
P. bellardii subsp. *deflexa*	x	1	x	1	T	me	Plan
P. cretica	x	2	4	1	T	me	Plan
P. lagopus	x	2	x	2	T	mm	Plan
P. lanceolata [*P. altissima*, *P. lanceolata* subsp. *sphaerostachya*]	3	x	4	1	H	p	Plan
P. major subsp. *intermedia*	4	5	3	1_	H	p	Plan
P. weldenii [*P. coronopus* subsp. *commutata*]	x	2	x	2	H	me	Plan
Platanus orientalis	x	6	x	1	P	ö	Plat
Poa annua	3_	5_	3_	1	T	k	Poac
P. infirma	2_	3_	4_	1	T	p	Poac
P. pelasgis [*P. bulbosa* p.p.]	x	3	x	1	H	ö	Poac
P. timoleontis	1	3	4	1	H	me	Poac
P. trivialis subsp. *silvicola*	x	x	3	1	H	mm	Poac
Polycarpon tetraphyllum	4	3	3_	1	T	p	Cary
P. tetraphyllum subsp. *alsinifolium*	4	2	3_	1	T	p	Cary

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Polycarpon tetraphyllum subsp. *diphyllum*	4	2	x	1	T	p	Cary
Polygala monspeliaca	3_	2_	4_	1	T	mm	Pola
P. venulosa	x	2	5	1	H	me	Pola
Polygonum arenarium subsp. *pulchellum*	3	6	3_	1	T	mm	Polo
P. aviculare	3	5	3_	1	T	k	Polo
P. maritimum	3	5	5	4	H	n	Polo
P. salicifolium	4	7	3	1	K	mm	Polo
Polypodium cambricum [P. australe]	3	4	x	1	H	mm	Polp
Polypogon maritimus °	4	4_	5_	2	T	p	Poac
P. monspeliensis	4	x	x	2	T	mm	Poac
P. subspathaceus							
[P. maritimus subsp. *subspathaceous]*	4	5	x	2	T	eä	Poac
P. viridis [Agrostis verticillata]	x	6	x	1	H	p	Poac
Polystichum setiferum	2	6	3	1	H	p,d	Dryo
Populus canescens	3_	4	4_	1	P	p	Sali
Portulaca oleracea	3_	3	3	2	T	p	Port
Posidonia oceanica	4	8	5	4	A	mm	Posi
Potamogeton nodosus	3	8	3	1	A	k	Pota
Prasium majus	4	3	4	2	C	mm	Lami
Pseudorlaya pumila [Daucus pumilus]	4	2	5	2	T	mm	Apia
Psilurus incurvus	x	2	2	1	T	ö	Poac
Psoralea bituminosa siehe *Bituminaria*							
Pteridium aquilinum	2	5	1	1	K	k	Hypo
Pterocephalus plumosus [P. papposus]	x	2	5	1	T	ö	Dips
Ptilostemon chamaepeuce	3	4	5	2	C	me	Aste
Pulicaria dysenterica	3	7	3	1	H	n	Aste
Pyrus spinosa [P. amygdaliformis]	x	3	x	1	P	me	Rosa
Quercus coccifera [Q. calliprinos]	x	4	5	1	P	mm	Faga
Q. ilex	x	4	x	1	P	mm	Faga
Q. ithaburensis subsp. *macrolepis*							
[Q. aegilops]	x	5	4_	1	P	me	Faga
Q. pubescens [Q. brachyphylla]	2	5	3	1	P	n	Faga
Radiola linoides	x	6w	2	1	T	n	Lina
Ranunculus bulbosus subsp. *aleae*	2	5	2	1	H	mm	Ranu
R. chius	3_	4w	5_	1	T	mm	Ranu
R. creticus	x	3	5	1	H	me	Ranu

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Ranunculus ficaria subsp. *chrysocephalus*	2	5	3	1	K	mm	Ranu
R. marginatus	4	6	3_	1	T	mm	Ranu
R. muricatus	4	7	2	1	T	mm	Ranu
R. paludosus [R. flabellatus]	x	2	x	1	H	mm	Ranu
R. peltatus	x	8	4_	2	A	n	Ranu
R. peltatus subsp. *baudotii*°	x	8	4_	2_	A	n	Ranu
R. peltatus subsp. *fucoides [R. saniculifolius]*	4	8w	3_	2_	A	n	Ranu
R. sprunerianus	2	4	x	1	H	me	Ranu
R. thasius	2	4	2	1	H	eä	Ranu
R. trichophyllus [R. paucistamineus]	3	8w	3_	1_	T	k	Ranu
Raphanus raphanistrum	4	3	2	1	T	k	Bras
Rapistrum rugosum [R. rugosum subsp. *orientale]*	3	3	4	1	T	mm	Bras
Reichardia picroides	x	x	x	2	H	mm	Aste
Reseda lutea	x	2	x	1	H	n	Rese
R. luteola	x	2	2_	1	H	p	Rese
Rhagadiolus edulis [R. stellatus p.p.*]*	x_	3_	4_	1	T	mm	Aste
R. stellatus	x	3	x	1	T	mm	Aste
Rhamnus lycioides subsp. *graeca*	x	3	5	1	P	me	Rham
R. lycioides subsp. *oleoides*	x	2	5	1	P	mm	Rham
R. cf. *saxatilis* subsp. *prunifolia [R. prunifolia]*	2	5	3_	1	C	me	Rham
Ricinus communis	4	3	3_	1	T	s	Euph
Roemeria hybrida	4	3	4_	1	T	mm	Papa
Romulea bulbocodium	x	x	x	1	K	mm	Irid
R. columnae°	2_	2_	x_	1	K	n	Irid
R. linaresii subsp. *graeca*	1	4	3_	1	K	eä	Irid
Rosa canina°	1_	4_	x_	1	P	p	Rosa
Rosmarinus officinalis°° [ob eingebürgert?]	4_	3_	2_	1	P	mm	Lami
Rostraria cristata [Lophochloa cristata, Koeleria phleoides]	x	2	x	2	T	p	Poac
R. smyrnacea [Lophochloa berythea]	x	2	x	2	T	me	Poac
Rubia peregrina	2	5	3_	1	P	p	Rubi
R. tenuifolia [R. olivieri]	x	3	5	1	C	me	Rubi
R. tinctorum	4	4	3	1	H	ö	Rubi

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Rubus sanctus [R. ulmifolius p.p.*]*	x	4	3	1	P	ö	Rosa
Rumex acetosella subsp. *acetoselloides*	x	3	1	1	K	me	Polo
R. bucephalophorus subsp. *gallicus* *[R. bucephalophorus* subsp. *aegaeus]*	x	2	2	2	T	mm	Polo
R. conglomeratus	3	6	3	1	H	n	Polo
R. pulcher	x	x	2	1	H	mm	Polo
R. pulcher subsp. *raulinii*	1_	5_	3_	1	H	me	Polo
R. pulcher subsp. *woodsii* *[R. pulcher* subsp. *divaricatus]*	3_	4_	2_	1	H	mm	Polo
R. tuberosus subsp. *creticus*	x	3	x	1	H	eä	Polo
Ruppia cirrhosa	4	8w	5	4	A	k	Rupp
R. maritima	4	8	5	3	A	k	Rupp
Ruscus aculeatus	3	5	4	1	C	mm	Rusc
Ruta chalepensis	4	2	x	1	C	s	Ruta
Saccharum ravennae	4	6	3_	1	H	ö	Poac
Sagina apetala	2	3	3_	1_	T	n	Cary
S. maritima	3	2	4_	2_	T	n	Cary
Salix alba	3	7g	3	1	P	n	Sali
Salsola kali	4	2	x	3	T	p	Chen
Salvia argentea	4	3	5	1	H	mm	Lami
S. fruticosa [S. triloba]	3	3	5	1	C	me	Lami
S. pomifera subsp. *calycina*	3	3	5	1	C	eä	Lami
S. verbenacea	x	2	5	1	H	mm	Lami
S. viridis	4	2	5	1	T	mm	Lami
Samolus valerandi	3	6	3	1	K	k	Prim
Sanguisorba minor subsp. *magnolii* *[S. verrucosa]*	4	4	4	1	H	mm	Rosa
Sarcocornia perennis *[Arthrocnemum perenne]*	4	7	5	4	C	mm	Chen
Sarcopoterium spinosum	x	x	x	1	C	me	Rosa
Satureja graveolens [Acinos rotundifolius, Calamintha exigua]	2_	2_	4_	1	T	ö	Lami
S. juliana [Micromeria juliana]	2	2	5	1	C	mm	Lami
S. myrtifolia [Micromeria myrtifolia]°	x	4_	4_	1	C	me	Lami
S. nervosa [Micromeria nervosa]	x	2	4	1	C	mm	Lami
S. thymbra	x	3	x	2	C	me	Lami

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Satureja vulgaris subsp. *orientalis* *[Clinopodium vulgare* subsp. *arundanum]*	2	4	3_	1	H	ö	Lami
Saxifraga carpetana subsp. *graeca* *[S. graeca]*	2	4	2_	1	H	me	Saxi
S. hederacea	1	4	4	1	T	me	Saxi
S. rotundifolia subsp. *chrysospleniifolia*°	1_	3_	x_	1	K	me	Saxi
S. tridactylites°	1	3_	4_	1	T	n	Saxi
Scabiosa siehe *Lomelosia*							
Scaligeria napiformis [S. cretica]	x	2	4	2	H	me	Apia
Scandix australis subsp. *grandiflora*	2	2	x	1	T	mm	Apia
S. pecten-veneris	x	x	x	1	T	p	Apia
Scariola acanthifolia *[Lactuca amorgina, L. acanthifolia]*	2	3	5	1	H	eä	Aste
Schoenus nigricans	3	7	2	1	H	p	Cype
Scilla andria [S. bifolia agg.*]*	2	5	3	1	K	n	Hyac
S. autumnalis	4	1	2_	2	K	mm	Hyac
Scirpus cernuus [Isolepis savii]	x	6	2	1	T	k	Cype
S. holoschoenus [Holoschoenus vulgaris]	x	x	x	2	K	p	Cype
S. litoralis [Schoenoplectus litoralis]	4	7	5	3	K	p	Cype
S. maritimus *[Bolboschoenus maritimus* var. *cymosus]*	x	7	5	3	K	k	Cype
Scleranthus perennis°	2_	3	2_	1	H	n	Cary
S. perennis subsp. *marginatus*°	2_	3_	2_	1	H	mm	Cary
Scolymus hispanicus	x	3	x	1	H	mm	Aste
Scorpiurus muricatus	x	2	x	1	T	s	Faba
Scorzonera cana [Podospermum canum]	x	3	4	2	H	mm	Aste
Scrophularia canina subsp. *bicolor*	2	4	4	1	C	me	Scro
S. heterophylla	4	2	4	1	H	eä	Scro
S. lucida	x	3	2	1	C	me	Scro
S. peregrina	4	4	4	1	T	mm	Scro
Scutellaria albida subsp. *velenovskyi* *[S. naxensis, S. velenovskyi]*	3	5	3	1	H	me	Lami
Securigera cretica [Coronilla cretica]	3	4	4	1	T	me	Faba
S. securidaca	3	5	4	1	T	ö	Faba
Sedum amplexicaule subsp. *tenuifolium* *[S. tenuifolium]*	x	x	x_	1	C	mm	Cras

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Sedum caespitosum	4_	1	x	1	T	mm	Cras
S. delicum [S. rubens var. *delicum]*	x	1	x	2	T	eä	Cras
S. hispanicum [S. glaucum]	2	1	5	1	T	mm	Cras
S. litoreum	x	1	x	1	T	mm	Cras
S. rubens	3_	1	x	1	T	mm	Cras
S. sediforme [S. altissimum, S. nicaeense]	4	1	5	1	C	mm	Cras
Selaginella denticulata	x	4w	x	1	H	mm	Sela
Senecio bicolor°	x_	3_	5_	x_	C	mm	Aste
S. glaucus s.l. *[S. gallicus* sensu *Fl. Eur.]*	3	2	x	2	T	mm	Aste
S. leucanthemifolius	4	2	4_	2	T	mm	Aste
S. vernalis *[S. leucanthemifolius* var. *vernalis]*	3_	4_	3_	1	T	ö	Aste
S. vulgaris	x	2	x	1_	T	k	Aste
Serapias lingua	3	4	3_	1	K	mm	Orch
S. vomeracea subsp. *laxiflora*	3	3	2_	1	K	me	Orch
S. vomeracea subsp. *orientalis*	3	2	4	1	K	me	Orch
Seseli gummiferum subsp. *crithmifolium*°	3	3	5	2	H	eä	Apia
Setaria verticillata	4	5	3	1	T	p	Poac
Sherardia arvensis	x	2	x	2	T	n	Rubi
Sideritis curvidens	4	1	5	1	T	me	Lami
Silene behen	4	2	4	1	T	mm	Cary
S. colorata	x	2	2	2	T	mm	Cary
S. cretica	2	4	x	1	T	mm	Cary
S. cythnia	3	4	2	1	H	ez	Cary
S. dichotoma subsp. *racemosa* *[S. dichotoma* subsp. *sibthorpiana]*°°	x_	4_	x_	1	T	me	Cary
S. gallica	x	3	x	1	T	k	Cary
S. italica	2	4	5	1	C	ö	Cary
S. nocturna°°	4_	3_	2_	2_	T	s	Cary
S. sartorii [S. conica subsp. *sartorii]*	4	2	5	2	T	eä	Cary
S. sedoides	4	2	3_	3	T	mm	Cary
S. vulgaris subsp. *macrocarpa*	3	3	1	1	H	p	Cary
Silybum marianum	4	3	5	1	H	mm	Aste
Sinapis alba	x	2	4_	1	T	mm	Bras
S. alba subsp. *mairei*	4_	3_	4_	1	T	mm	Bras
S. arvensis	x	4	4_	1	T	k	Bras

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Sisymbrium irio	4_	4	3_	1	T	p	Bras
S. officinale	x	5	3_	1	T	k	Bras
S. orientale	3	3	3_	1	T	mm	Bras
Smilax aspera	3	4	4	1	P	s	Smil
Smyrnium creticum							
[S. orphanidis, S. apiifolium]	3	7	2_	1	H	me	Apia
S. olusatrum	3	5	3	1	H	mm	Apia
S. rotundifolium	2	4	2	1	H	me	Apia
Solanum nigrum	x	3	3	1	T	k	Sola
S. villosum [S. luteum]	x	5	4	1	T	p	Sola
Solenopsis laurentia							
[Laurentia gasparrinii, L. michelii]°	3_	5w_	2_	1_	T	mm	Camp
Solidago virgaurea°	1	4_	x	1	H	p	Aste
Sonchus asper	x	5	3	1	T	k	Aste
S. oleraceus	x	3	3	1_	T	k	Aste
S. tenerrimus	4	3	x	2	T	mm	Aste
Sorghum halepense	3	6	3_	1	H	p	Poac
Sorghum sudanense [S. x drummondii]	4	5	x	1	T	s	Poac
Spartium junceum	x	3	x	1	P	mm	Faba
Spergula arvensis	x	3	3	1	T	k	Cary
Spergularia bocconei	x	x	4	2	T	mm	Cary
S. rubra°	x_	4_	2_	1	TH	p	Cary
S. salina [S. marina]	4	x	4	2	T	k	Cary
Sporobolus pungens	4	6w	5	3	K	mm	Poac
Stachys arvensis	3	3	2_	1	T	k	Lami
S. cretica	4_	2	x	1	H	me	Lami
Stefanoffia daucoides°	3_	3_	2_	1_	H	me	Apia
Stellaria cupaniana							
[S. media subsp. *postii]*	x	3	x	1	T	mm	Cary
S. media	x	5	3_	1	T	n	Cary
S. pallida [S. media subsp. *pallida]*	x	x	3_	1	T	n	Cary
Steptoramphus tuberosus [Lactuca cretica]	3	3	5	1	H	me	Aste
Sternbergia lutea	x	1	5	1	K	ö	Amar
S. sicula	3_	1_	5	1	K	me	Amar
Stipa bromoides	x	3	x	1	H	mm	Poac
S. capensis [S. tortilis]	4	1	4	2	T	p	Poac

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Stipa holosericea	x	2	5	1	H	ö	Poac
Styrax officinalis	3	5g	4	1	P	d	Styr
Suaeda vera [S. fruticosa]	3	2	3	3	C	n	Chen
Symphytum naxicola	3	5	3	1	H	en	Bora
Tagetes minuta	3	5	3	1	T	s	Aste
Tamarix hampeana	x	6	5	3	P	me	Tama
T. parviflora °	4_	6_	x_	2_	P	mm	Tama
Tamus communis	3_	3	4_	1	K	mm	Dios
T. communis subsp. *cretica*	2_	3	4_	1	K	mm	Dios
Taraxacum aleppicum	1	4	3	1	H	me	Aste
T. hellenicum	x	3	4_	2	H	mm	Aste
T. minimum	x	x	3_	1	H	mm	Aste
Teesdalia coronopifolia	1	4_	1_	1_	T	n	Bras
Teucrium brevifolium	4	3	5	2	C	me	Lami
T. capitatum [T. polium subsp. *capitatum]*	x	2	x	2	C	mm	Lami
T. divaricatum [T. divaricatum subsp. *sieberi]*	x	3	5	1	C	me	Lami
T. scordium subsp. *scordioides*	4	7	3	1	H	n	Lami
Thapsia garganica	3	2	x	1	H	mm	Apia
Theligonum cynocrambe	2	3	4	1	T	ö	Thel
Thesium bergeri °	x_	3_	x_	1	H	mm	Sant
T. humile	3	2	x	1	T	mm	Sant
Thlaspi perfoliatum	x_	3	5	1	T	n	Bras
Thymelaea hirsuta	4	3	2	1	C	mm	Thym
T. tartonraira	x	3	x	2	C	mm	Thym
Tolpis barbata	x	3	3_	1	T	mm	Aste
T. virgata	3_	4	3_	1	H	mm	Aste
Tordylium aegaeum	4	2	5_	1	T	ez	Apia
T. apulum	x	x	x	1	T	mm	Apia
T. hirtocarpum	x	2	5	1	T	eä	Apia
Torilis arvensis subsp. *purpurea*	2	3	x	1	T	mm	Apia
T. leptophylla	x	x	4	1	T	ö	Apia
T. nodosa	x	x	4_	2	T	p	Apia
T. webbii	3_	2_	4_	2	T	mm	Apia
Trachynia distachya [Brachypodium distachyon]	4	x	x	2	T	ö	Poac

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Tragopogon dubius	x	3	3	2	H	n	Aste
T. hybridus [Geropogon hybridus]	4	2	5	1	T	mm	Aste
T. porrifolius	4_	4	3	1	H	mm	Aste
T. sinuatus [T. porrifoilus subsp. *australis]*	4_	4	3	1	H	mm	Aste
Tremastelma palaestinum siehe *Lomelosia*							
Tribulus terrestris	4	3	3	1	T	mm	Zygo
Trifolium angustifolium	x	x	2	1	T	mm	Faba
T. arvense	x	2	1_	1	T	n	Faba
T. bocconei	x	x	2	1	T	mm	Faba
T. boissieri	3	3	4_	1	T	me	Faba
T. campestre [T. lagrangei]	x	2	x	1	T	n	Faba
T. cherleri	3_	2	1_	1	T	mm	Faba
T. filiforme [T. micranthum]	2	5w	2	1	T	n	Faba
T. globosum [T. radiosum]	3	5w	2	1	T	me	Faba
T. glomeratum	3	5w	1_	1	T	mm	Faba
T. grandiflorum [T. speciosum]	3_	3_	3_	1	T	me	Faba
T. hirtum	4_	2	1_	1	T	mm	Faba
T. infamia-ponertii *[T. angustifolium* var. *intermedium]*	x	3	2	1	T	mm	Faba
T. lappaceum	3	3	4	2	T	mm	Faba
T. ligusticum°	3_	3_	2_	1	T	mm	Faba
T. nigrescens	x	2	2	1	T	mm	Faba
T. physodes	x	4	x	1	H	mm	Faba
T. purpureum	2_	3	4_	1	T	mm	Faba
T. resupinatum	4_	5_	3_	1	T	n	Faba
T. scabrum	x	2	x	1	T	mm	Faba
T. spumosum	x	4w	x	1	T	mm	Faba
T. stellatum	x	2	x	1	T	mm	Faba
T. subterraneum	2_	3	3_	1	T	mm	Faba
T. suffocatum	2_	3_	3_	1	T	mm	Faba
T. tomentosum	x	2	2	1	T	mm	Faba
T. uniflorum	x	3	x	2	H	mm	Faba
Triglochin bulbosa subsp. *barrelieri*	4	6	5	4	K	mm	Jung
Trigonella balansae	4	3	4	2	T	me	Faba
T. esculenta	3	4	3	1	T	mm	Faba
T. foenum-graecum°	x_	3_	2_	1_	T	s	Faba

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Triplachne nitens	4	2	5	2	T	mm	Poac
Tripodion tetraphyllum							
[Anthyllis tetraphylla]	4_	2	5	1	T	mm	Faba
Tuberaria guttata	x	2	2	1	T	n	Cist
Typha domingensis	4	8	3	1	A	s	Typh
Tyrimnus leucographus	2	4	1	1	T	mm	Aste
Umbilicus horizontalis	3	2	x	1	H	me	Cras
U. parviflorus	2	2	x	1	H	eä	Cras
U. rupestris	x	2	3	1	H	mm	Cras
Urginea maritima	x	1	4	2	K	mm	Hyac
Urospermum picroides	x	3	4	2	T	mm	Aste
Urtica pilulifera	x	4	3	1	T	mm	Urti
U. urens	3	4	3	1	T	k	Urti
Valantia aprica	1	3	4_	1	T	me	Rubi
V. hispida	x	2	x	2	T	mm	Rubi
V. muralis	x	2	5_	1	T	mm	Rubi
Valeriana dioscoridis	2	3	5	1	H	me	Vale
Valerianella carinata	2	3	3	1	T	p	Vale
V. coronata	x	2	x	1	T	mm	Vale
V. discoidea	x	2	x	1	T	mm	Vale
V. echinata	x	3	4_	1	T	mm	Vale
V. microcarpa	x	3	x	2	T	mm	Vale
V. muricata°	x_	2_	x_	1_	T	ö	Vale
V. obtusiloba	4_	1_	5_	1	T	me	Vale
V. turgida	2	4	2_	1	T	p	Vale
V. vesicaria	x	2	5_	1	T	ö	Vale
Velezia quadridentata	4	2	5	1	T	eä	Cary
Verbascum adeliae	x	4	4	1	H	ez	Scro
V. sinuatum	4	3	3	1	H	mm	Scro
V. undulatum°°	3_	4_	3_	1	H	me	Scro
Verbena officinalis	x	4	3	1	H	k	Verb
Veronica anagallis-aquatica	2	7	3	1	A	k	Scro
V. arvensis	x_	3	3_	1	T	p	Scro
V. beccabunga	3	7	3	1	A	p	Scro
V. cymbalaria	x	2	x	1	T	mm	Scro
V. glauca	1	3	4_	1	T	me	Scro

Taxon	W (4)	F (8)	R (5)	S (4)	Lf	Ar	Fam
Veronica hederifolia subsp. *triloba*	1	3	4_	1	T	mm	Scro
V. persica	x	3	3	1	T	p	Scro
V. verna	1	3	3_	1	T	p	Scro
Vicia articulata							
[V. monanthos, V. smyrnaea]	3_	3_	4_	1	T	mm	Faba
V. benghalensis	3_	3_	3_	1	T	mm	Faba
V. bithynica [Lathyrus bithynicus]	4_	4	3	1	T	mm	Faba
V. cretica [V. spruneri]	x	x	4	1_	T	me	Faba
V. hybrida	4	3	4	1	T	ö	Faba
V. lathyroides	2	3	3_	1	T	n	Faba
V. lutea	3	4	4	1	T	n	Faba
V. narbonensis°°	x_	3_	4_	1	T	p	Faba
V. peregrina	4_	2	5_	1_	T	ö	Faba
V. pinetorum	2	4	3_	1	H	eä	Faba
V. pubescens	x	3	4_	1	T	mm	Faba
V. sativa [V. sativa subsp. *cordata]*	x	3	3	1	T	k	Faba
V. sativa subsp. *nigra*	x	3	3_	1	T	k	Faba
V. sibthorpii	3_	3	3_	1	H	eä	Faba
V. villosa subsp. *eriocarpa*	x	3	3	2	T	ö	Faba
V. villosa subsp. *microphylla*	4	2	2_	1	T	me	Faba
V. villosa subsp. *varia [V. dasycarpa]*°	3_	3_	3_	1	T	n	Faba
Vinca major	3	5	3	1	C	mm	Apoc
Viola alba subsp. *dehnhardtii*	2_	5	3_	1	K	mm	Viol
Vitex agnus-castus	4	5	4	1	P	mm	Verb
Vulpia ciliata	x	3	2	2	T	p	Poac
V. fasciculata	4	1	5	2	T	mm	Poac
V. muralis	x	x	2	1	T	mm	Poac
V. myuros	x	3	x	1	T	p	Poac
Xanthium strumarium subsp. *cavanillesii*	4_	3	3	1	T	k	Aste
Zannichellia palustris°	4	8	5	2_	A	k	Zann

6. Literatur

ARIANOUTSOU-FARAGGITAKI, M. (1984): Post-fire successional recovery of a phryganic ecosystem. – Acta oecol. (Oecol. plant.) **5**: 387–394; Paris.

– (1985): Desertification by overgrazing in Greece: The case of Lesvos island. – J. arid Environment **9**: 237–242; London.

ARIANOUTSOU-FARAGGITAKI, M. & MARGARIS, N.S. (1982): Phryganic ecosystems and fire. – Ecol. mediterr. **8**: 473–480; Marseille.

ASCHERSON, P. & GRAEBNER, P. (1896–1938): Synopsis der mitteleuropäischen Flora. – Leipzig.

ASTHALTER, K. (1980): Die Bedeutung der Vegetationskunde im hessischen Standortkartierungsverfahren. – Forst- u. Holzwirt **35**: 8–10; Hannover.

BARBERO, M. & QUEZEL, P. (1976): Les groupements forestiers de Grèce Centro-Méridionale. – Ecol. mediterr. **2**: 3–86; Marseille.

BARBERO, M., BONIN, G., LOISEL, R., MIGLIORETTI, F. & QUEZEL, P. (1987): Impact of forest fires on structure and architecture of Mediterranean ecosystems. – Ecol. mediterr. **8**: 39–50; Marseille.

BERGER, A. & HEURTEAUX, P. (1985): Response of *Juniperus phoenicea* on sandy dunes in the Camargue (France) to water and saline constraint in summer. – Vegetatio **62**: 327–333; Dordrecht etc.

BERGMEIER, E. (1990): Wälder und Gebüsche des Niederen Olymp (Kato Olimbos, NO-Thessalien). Ein Beitrag zur systematischen und orographischen Vegetationsgliederung Griechenlands. – Phytocoenologia **18**: 161–342; Berlin & Stuttgart.

BLASI, C., MAZZOLENI, S., SPADA, F. & STANISCI, A. (1990): Life forms variability of Mediterranean sclerophyllous forests. – Vegetatio **88**: 93–102; Dordrecht etc.

BÖCKER, R., KOWARIK, I. & BORNKAMM, R. (1983): Untersuchungen zur Anwendung der Zeigerwerte nach ELLENBERG. – Verh. Ges. Ökol. **11**: 35–56; Göttingen.

BÖHLING, N. (1992): Floristischer Wandel von Waldgesellschaften. Mögliche Auswirkungen von Bodenversauerung und Nährstoffanreicherung in der südlichen Eilenriede (Stadtwald Hannover). – Naturschutz u. Landschaftspl. **24**: 16–19; Stuttgart.

– (1994): Studien zur landschaftsökologischen Raumgliederung auf der mediterranen Insel Naxos (Griechenland) unter besonderer Berücksichtigung von Zeigerpflanzen. – Diss. Bot. **230**, 257 S., 8 Faltbeilagen; Stuttgart.

– (1995): Zur pedoökologischen Indikatorfunktion der Vegetation des Stadtwaldes von Hannover. Untersuchungen zur Parallelisierung von Zeigerwerten einzelner Pflanzenarten mit Bodendaten im Hinblick auf eine Physiotopdifferenzierung. – Karlsruher Ber. Geogr. Geoökol. **7**: I–II, 1–53; Karlsruhe.

BORNKAMM, R. (1987): Fragen der Auswertung und Bewertung floristischer Artenlisten. – Mitt. biol. Bundesanst. Nr. 234: 16–22; Berlin.

CELESTI GRAPOW, L., PIGNATTI, E. & S. (1993): ELLENBERGS Zeigerwerte zur ökologischen Bewertung der archäologischen Zonen in Rom. – Phytocoenologia **23**: 291–299; Berlin & Stuttgart.

CLEMENTS, F.E. (1920): Plant indicators. – Carnegie Inst. Wash. Publ. **290**. – [Zitiert nach KOWARIK, I. & SEIDLING, W. (1989)].

CORRE, J.J. (1985): Environmental structures and variation in coastal vegetation of the Golfe du Lion (France). – Vegetatio **61**: 15–22; Dordrecht etc.

DAVIS, P.H. (ed.) (1965–1988): Flora of Turkey and the East Aegean islands. – Vols. **1–10**; Edinburgh.

DE BANO, L.F. & DUNN, P.H. (1982): Soil and nutrient cycling in mediterranean-type ecosystems: a summary and synthesis. – *In:* Gen. Tech. Rep. PSW–**58**, U.S. Department of Agriculture, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station Berkley, CA: 358–364; Berkley.

DUNN, E.L., SHROPSHIRE, F.M., SONG, L.C. & MONNEY, H.A. (1976): The water factor and convergent evolution in mediterranean-type vegetation. – *In:* LANGE, O.L. (ed.): Water and plant life: 492–505; Berlin.

DURWEN, K.-J. (1982): Zur Nutzung von Zeigerwerten und artspezifischen Merkmalen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas für Zwecke der Landschaftsökologie und -planung mit

Hilfe der EDV. Voraussetzungen, Instrumentarien, Methoden und Möglichkeiten. – Arbeitsber. Lehrst. Landschaftsökol., Nr. 5, 138 S.; Münster.

DURWEN, K.-J. (1983): Bioindikation im Dienste des Umweltschutzes. – Beitr. Landespfl. Rheinl.-Pfalz **9**: 133–160; Oppenheim.

ELLENBERG, H. (1950): Ackerunkrautgesellschaften als Zeiger für Klima und Boden. – Landw. Pflanzensoz., Nr. 1, 141 S.; Stuttgart & Ludwigsburg.

– (1954): Steppenheide und Waldweide. – Erdkunde **8**: 188–194; Berlin.

– (Hrsg.) (1967): Vegetations- und bodenkundliche Methoden der forstlichen Standortkartierung. – Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich, Stiftung Rübel, Nr. 39, 296 S.; Zürich.

– (1974, 1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. – Scripta geobot. **9**, 1. u. 2. Auflage, 122 S.; Göttingen.

– (1992): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen (ohne *Rubus*), 3. Auflage. – *In:* ELLENBERG, H. et alii: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scripta geobot. **18**, 2. Auflage: 9–166; Göttingen.

FERNANDES ALES, R., LAFFARGA, J.M. & ORTEGA, F. (1993): Strategies in Mediterranean grassland annuals in relation to stress and disturbance. – J. Veg. Sci. **4**: 313–322; Uppsala.

FLORET, C., GALAN, N.J., LE FOCH, E., ORSHAN, G. & ROMANE, F. (1987): Local characterization of vegetation through growth forms: Mediterranean *Quercus ilex* coppice as an example. – Vegetatio **71**: 3–11; Dordrecht etc.

FRANK, D., KLOTZ, S. & WESTHUS, W. (1989, 1990): Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. – 1. u. 2. Auflage, Wiss. Beitr. Univ. Halle-Wittenberg **32** (P41), 167 S.; Halle/Saale.

FRANKENBERG, P. (1978): Methodische Überlegungen zur floristischen Pflanzengeographie. – Erdkunde 32: 251–258; Berlin.

– (1982): Vegetation und Raum. Konzepte der Ordinierung und Klassifizierung. – 245 S.; Paderborn.

GEHU, J.-M., COSTA, M., BIONDI, E., PERIS, J.B. & ARNOLD, N. (1984a): Données sur la végétation maritime des côtes méridionales de l'Ile de Chypre (plages, dunes, lacs sales et falaises). – Docum. Phytosoc. **8**: 344–364; Camerino.

GEHU, J.-M., COSTA, M., SCOPPOLA, A., BIONDI, E., MARCHIORI, S., PERIS, J.B., FRANCK, J., CANIGLIA, G. & VERI, L. (1984b): Essai synsystématique et synchorologique sur les végétations littorales Italiennes dans un but conservatoire. – Docum. Phytosoc. **8**: 393–473; Camerino.

GILIBERTO, J. & ESTAY, H. (1978): Seasonal water stress in some Chilean Matorral shrubs. – Bot. Gaz. **139**: 236–240; Chicago.

GLAWION, R. (1989): Einsatzmöglichkeiten biotischer Faktoren und Bioindikatoren in der groß- und kleinmaßstäbigen ökologischen Raumgliederung. – *In:* Geomethodica **14**: 47–83; Basel.

GREUTER, W. (1975): Die Insel Kreta – eine geobotanische Skizze. – Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich, Stiftung Rübel, Nr. 55: 141–197; Zürich.

GREUTER, W., BURDET, H.M. & LONG, G. (eds.) (1984, 1986, 1989): Med-Checklist. – Vols. **1**, **3–4**; Genf.

GREUTER, W. & HIEPKO, P. (1995): Internationaler Code der botanischen Nomenklatur. – Englera **15**, 168 S.; Berlin.

HALACSY, E. VON (1901–1904): Conspectus florae graecae. – Bd. **1–3**; Leipzig.

HARD, G. & HÜLSMANN, M. (1977): Ein hochschuldidaktisches Mikroprojekt: Eichung eines Bioindikators. – Geogr. Rdsch. **29**: 72–79; Braunschweig.

HARTMANN, F.K. (1953): Weiserpflanzen für Waldgesellschaften und Waldstandorte der Hügelland- und Gebirgsstufe Deutschlands. – Umschaudienst (Forschungsausschuß Landschaftspfl. Landschaftsgestalt., Akad. Raumforsch. Landespl.) Nr. 1, 49 S.; Hannover.

HERMJAKOB, G. (1977): Die aktuelle und potentielle natürliche Vegetation Attikas. – Diss. Westf. Wilhelms-Univ.; Münster.

HORVAT, I., GLAVAC, V. & ELLENBERG, H. (1974): Vegetation Südosteuropas. – 767 S.; Stuttgart.

IVERSEN, J. (1936): Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. – Med. Skalling-Laboriet Kobenhavn **4**: 1–224; Kopenhagen.

JÄGER, E. (1987): Allgemeine Vegetationsgeographie. – *In:* HENDL, M. & BRAMER, H. (Hrsg.): Lehrbuch der physischen Geographie: 348–405; Thun & Frankfurt/M.

JAMES, S. (1984): Lignotubers and burls: Their structure, function and ecological significance in Mediterranean ecosystems. – Bot. Rev. **50**: 225–266; New York.

KOWARIK, I. & SEIDLING, W. (1989): Zeigerwertberechnungen nach ELLENBERG. Zu Problemen und Einschränkungen einer sinnvollen Methode. – Landschaft Stadt **21**: 132–143; Stuttgart.

KRAUSE, W. (1957): Pflanzengesellschaften als Anzeiger der Standortbedingungen. – Umschau, Nr. 3: 78–81; Frankfurt/M. & Leipzig.

KRAUSE, W., LUDWIG, W. & SEIDEL, F. (1963): Zur Kenntnis der Flora und Vegetation auf Serpentinstandorten des Balkans. 6. Vegetationsstudien in der Umgebung von Mantoudi (Euböa). – Bot. Jb. Syst. **82**: 337–403; Stuttgart.

KRAUSS, G.A., HORNSTEIN, F.VON & SCHLENKER, G. (1949): Standorterkundung und Standortkartierung im Rahmen der Forsteinrichtung. – Allg. Forstz. **4** Jg., Nr. 17: 157–161; München.

KREEB, K. (1983): Vegetationskunde. – 331 S.; Stuttgart.

KUNTZE, H. (1988): Ökosystem Boden. – *In:* KUNTZE, H., ROESCHMANN, G. & SCHWERDTFEGER, G. (Hrsg.): Bodenkunde; 4. Auflage: 261–305; Stuttgart.

LANDOLT, E. (1977): Ökologische Zeigerwerte der Schweizer Flora. – Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich, Stiftung Rübel, Nr. 64, 208 S.; Zürich.

LARCHER, W. (1981): Low temperature effects on Mediterranean sclerophylls: an unconventional viewpoint. – *In:* MARGARIS, N.S. & MOONEY, H.A. (eds.): Components of productivity of mediterranean-climate regions. Basic and applied aspects: 259–266; The Hague, Boston & London.

LE HOUEROU, H.N. (1977): Plant sociology and ecology applied to grazing lands research, survey and management in the Mediterranean basin. – *In:* TÜXEN, R. (ed.): Handbook of vegetation science **8** (Application of vegetation science to grassland husbandary) 213–274; The Hague.

– (1981): Impact of man and his animals on Mediterranean vegetation. – *In:* DI CASTRI, F., GOODALL, D.W., SPECHT, R.L. (eds.): Mediterranean-type shrublands. – Ecosystems of the world **11**: 479–521; Amsterdam, Oxford & New York.

LESER, H. & KLINK, H.-J. (Hrsg.) (1988): Handbuch und Kartieranleitung Geoökologische Karte 1:25000 (KA GÖK 25). – Forsch. dt. Landesk. **228**, 349 S.; Trier.

LINSTOW, O. VON (1929): Bodenanzeigende Pflanzen. – Abh. preuss. geol. Landesanst. (N.F.) Nr. 114, 247 S., 2. Auflage; Berlin.

LLORET, F. & LOPEZ-SORIA, L. (1993): Resprouting of *Erica manipuliflora* after experimental fire treatments. – J. Veg. Sci. **4**: 367–374; Uppsala.

LOOPSTRA, I.L. & MAAREL, E. VAN DER (1984): Toetsing van de ecologische soortengroepen in de Nederlandse flora aan het systeem van indicatie waarden volgens ELLENBERG. – Rijksinst. onderz. bos- en landschapsbouw „De Dorschkamp" Rapp. **381**, 141 pp.; Wageningen.

MARCINEK, J. (1987): Allgemeine Hydrogeographie. – *In:* HENDL, M. & BRAMER, H. (Hrsg.): Lehrbuch der Physischen Geographie: 296–347; Thun & Frankfurt/M.

MARGARIS, N.S. & VOKOU, D. (1982): Structural and physiological features of woody plants in phryganic ecosystems related to adaptive mechanisms. – Ecol. mediterr. **8**: 449–459; Marseille.

MARGARIS, N.S., ADAMANDIOU, S., SIAFACA, L. & DIAMANTOPOULOS, J. (1984): Nitrogen and phosphorous content in plant species of Mediterranean ecosystems in Greece. – Vegetatio **55**: 29–35; Dordrecht etc.

MARTENSEN, H.O. & PROBST, W. (1990): Farn- und Samenpflanzen in Europa. – 525 S.; Stuttgart & New York.

MEISEL, K. (1972): Die Vegetation als Zeiger für Eingriffe des Menschen in die Landschaft. – Landschaft Stadt **1**: 30–32; Stuttgart.

MESLEARD, F. & LEPART, J. (1991): Germination and seedling dynamics of *Arbutus unedo* and *Erica arborea* on Corsica. – J. Veg. Sci. **2**: 155–164; Uppsala.

MEURER, M. (1993): Geo- und weideökologische Untersuchungen im Mogod-Bergland Nordwest-Tunesiens. – Erdwiss. Forsch. **29**, 334 S.; Stuttgart.

MEUSEL, H., JÄGER, E., RAUSCHERT, E. & WEINERT, E. (1965–1992): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora; Jena.

MILLER, P.C. (1982): Environmental constraints to vegetation form in mediterranean-type ecosystems. – Ecol. mediterr. **8**: 411–416; Marseille.

MITRAKOS, K. (1982): Winter low temperatures in mediterranean-type ecosystems. – Ecol. mediterr. **8**: 95–102; Marseille.

MOSKALENKO, N.G., TAGUNOVA, L.N. & TURMANINA, V.I. (1965): Experience in the utilization of forest vegetation as an indicator of deposits of the glacial complex. – *In:* CHIKISHEV, A.G. (ed.): Plant indicators of soils, rock and subsurface waters. – Consultants bureau: 110–115; New York.

NAVEH, Z. (1975): The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. – Vegetatio **29**: 199–208; Dordrecht etc.

NUSSBAUMER, H. (1982): Die Anwendung der pflanzensoziologischen Standortskunde bei der praktischen Arbeit im Walde. – Schweiz. Z. Forstwes. **133**: 203–210; Bern.

OBERDORFER, E. (1983): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. – 5. Auflage, 1051 S.; Stuttgart.

ORSHAN, G. (1983): Approaches to the definition of Mediterranean growth forms. – *In:* KRUGER, F.J., MITCHELL, D.T. & JARVIS, J.U.M. (eds.): Mediterranean-type ecosystems – the role of nutrients. – Ecol. Stud. **43**: 86–100; Berlin, Heidelberg & New York.

POISSONET, J., POISSONET, P. & THIAULT, M. (1981): Development of flora, vegetation and grazing value in experimental plots of a *Quercus coccifera* garrigue. – Vegetatio **46**: 93–104; Dordrecht etc.

PREOBRAZHENSKAYA, N.N. (1965): On the possibility of using the geobotanical method for mapping quaternary deposits. – *In:* CHIKISHEV, A.G. (ed.): Plant indicators of soils, rock and subsurface waters. – Consultants bureau: 202–206; New York.

PÜLSCHEN, L. (1990): Die Segetalflora im Körnerfrucht-Produktionssystem der Zentralprovinz Schoa, Äthiopien, unter besonderer Berücksichtigung synökologischer Aspekte. – Diss., Inst. f. Pflanzenproduktion i. d. Tropen u. Subtropen, Universität Hohenheim; PLITS **8**(1), 251 S.; Filderstadt.

QUEZEL, P. & BARBERO, M. (1982): Definition and characterisation of mediterranean-type ecosystems. – Ecol. mediterr. **8**: 15–29; Marseille.

QUEZEL, P. & BARBERO, M. (1985): Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne. Feuille No. 1: Méditerranée orientale. – C.N.R.S.: 69 S. und eine Karte im Maßstab 1 : 2 500 000; Paris.

RABINOVITCH-VIN, A. (1983): Influence of nutrients on the composition and distribution of plant communities in mediterranean-type ecosystems of Israel. – *In:* KRUGER, F.J., MITCHELL, D.T. & JARVIS, J.U.M. (eds.): Mediterranean-type ecosystems – the role of nutrients. – Ecol. Stud. **43**: 74–85; Berlin, Heidelberg & New York.

RAUS, Th. (1979a): Die Vegetation Ostthessaliens (Griechenland). I. Vegetationszonen und Höhenstufen. – Bot. Jb. Syst. **100**: 564–601; Stuttgart.

– (1979b): Die Vegetation Ostthessaliens (Griechenland). II. Quercetea ilicis und Cisto-Micromerietea. – Bot. Jb. Syst. **101**: 17–82; Stuttgart.

– (1980): Die Vegetation Ostthessaliens (Griechenland). III. Querco-Fagetea und azonale Gehölzgesellschaften. – Bot. Jb. Syst. **101**: 313–361; Stuttgart.

RECHINGER, K.H. (1943): Flora Aegaea. – Denkschr. Akad. Wiss., (math.-nat. Kl.) **105** (1): 953 S.; Wien (Nachdruck 1973: Koenigstein).

RECHINGER, K.H. & RECHINGER-MOSER, F. (1951): Phytogeographia Aegaea. – Denkschr. Akad. Wiss. (math.-nat. Kl.) **105** (2): 208 S.; Wien.

RUNDEL, P.W. (1977): Water balance in Mediterranean sclerophyll ecosystems. – *In:* MOONEY, H.A. et alii (eds.): Proc. symp. environmental consequences of fire and fuel management in Mediterranean ecosystems held at Palo Alto, California on Aug. 1–5, Forest Service Washington DC: 95–106; Washington DC.

– (1983): The role of fire on nutrient cycles in mediterranean-type ecosystems with reference to Chaparral. – *In:* KRUGER, F.J., MITCHELL, D.T. & JARVIS, J.U.M. (eds.):

Mediterranean-type ecosystems – the role of nutrients.- Ecol. Stud. **43**: 192–207; Berlin, Heidelberg & New York.

SCAMONI, A. (1966): Vegetation und Standort. Methodenvergleich in der Oberförsterei Chorin bei Eberswalde. – Arch. NatSchutz LandschForschung **6**: 167–206; Berlin.

SCHMITHÜSEN, J. (1968): Allgemeine Vegetationsgeographie. – 3. Auflage, 463 S.; Berlin.

SCHÖNHAR, S. (1954): Die Bodenvegetation als Standortsweiser. Ein Beitrag zur forstlichen Vegetationskunde Südwest-Deutschlands. – Allg. Forst- u. Jagdztg **125**: 259–266; Frankfurt/M.

SCHRÖDER, D. (1983): Bodenkunde. – 4. Auflage, 160 S.; Unterägeri.

SCHUBERT, R. (1985): Bioindikation in terrestrischen Ökosystemen. – 330 S.; Stuttgart.

SEGAL, M., MAHRER, Y., PIELKE, R.A. & OOKOUCHI, Y. (1985): Modeling transpiration patterns of vegetation along south and north facing slopes during the subtropical dry season. – Agric. Forest Met. **36**: 19–28; Amsterdam.

SPECHT, R.L. (1981): Primary production in mediterranean-climate ecosystems regenerating after fire. – *In:* DI CASTRI, F., GOODALL, D.W., SPECHT, R.L. (eds.): Mediterranean-type shrublands. – Ecosystems of the world **11**: 257–267; Amsterdam, Oxford & New York.

SPECHT, R.L. & MOLL, E.J. (1983): Mediterranean-type heathlands and sclerophyllous shrublands of the world: an overview. – *In:* KRUGER, F.J., MITCHELL, D.T. & JARVIS, J.U.M. (eds.): Mediterranean-type ecosystems – the role of nutrients. – Ecol. Stud. **43**: 41–65; Berlin, Heidelberg & New York.

STIPPROWEIT, A. (1985): Pflanzen als Anzeiger ihrer Umwelt – Aussagewert der Vegetation über Standorte und deren anthropogene Veränderungen. – LÖLF-Mitt. **10**: 32–34; Recklinghausen.

STRID, A. (1991): The „Flora Hellenica" project. – Bot. Chron. **10**: 81–94; Patras.

TER BRAAK, C.J.F. & GREMMEN, N.J.M. (1987): Ecological amplitudes of plant species and the internal consistency of ELLENBERG's indicator values for moisture. – Vegetatio **69**: 79–87; Dordrecht etc.

TERRADAS, J. & SAVE, R. (1992): The influence of summer and winter stress and water relationships on the distribution of *Quercus ilex* L. – Vegetatio **99–100**: 137–145; Dordrecht etc.

THOMPSON, K., HODGSON, J.G., GRIME, J.P., RORISON, I.H., BRAND, S.R. & SPENCER, R.E. (1993): ELLENBERG numbers revisited. – Phytocoenologia **23**: 277–289; Berlin & Stuttgart.

TRABAUD, L. (1981): Man and fire: impacts on Mediterranean vegetation. – *In:* DI CASTRI, F., GOODALL, D.W. & SPECHT, R.L. (eds.): Mediterranean-type shrublands.- Ecosystems of the world **11**: 523–537; Amsterdam, Oxford & New York.

– (1987a): Natural and prescribed fire: survival strategies of plants and equilibrium in Mediterranean ecosystems. – NATO ASI (Ser. G) **15** (Plant response to stress): 607–621; Berlin & Heidelberg.

– (1987b): Fire and survival traits of plants. – *In:* TRABAUD, L. (ed.): The role of fire in ecological systems: 65–90; The Hague.

TRABAUD, L. & CHANTERAC, B. DE (1985): The influence of fire on the phenological behaviour of Mediterranean plant species in Bas-Languedoc (southern France). – Vegetatio **60**: 119–130; Dordrecht etc.

TROMMER, C. (1853): Die Bonitierung des Bodens vermittels wildwachsender Pflanzen. – Greifswald.

TROUMBIS, A. & TRABAUD, L. (1986): Comparison of reproductive biological attributes of two *Cistus* species. – Acta oecol. (Oecol. plant.) **7**: 235–250; Paris.

– & – (1987): Dynamique de la banque de graines de deux espèces de Cistes dans les maquis grecs. – Acta oecol. (Oecol. plant.) **8**: 167–179; Paris.

TURLAND, N.J., CHILTON, L. & PRESS, J.R. (1993): Flora of the Cretan area. Annotated checklist & atlas. – 439 pp.; London.

TUTIN, T.G. et alii (1964–1980, 1993): Flora Europaea. – Vols. **1–5**; Cambridge.

UHLIG, H. (1965): Die geographischen Grundlagen der Weidewirtschaft in den Trockengebieten der Tropen und Subtropen. – Gießener Beitr. Entwicklungsforsch. (Reihe 1) **1**: 1–28; Stuttgart.

VAN DER MAAREL, E. (1993): Relations between sociological-ecological species groups and ELLENBERG indicator values. – Phytocoenologia **23**: 343–362; Berlin & Stuttgart.

VEVLE, O. (1985): Okologiske faktortall for norske karplantar. Utarbeidd pa grunnlag av „Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas" (ELLENBERG 1979). – 2. ed., Telemark Distriktshogskole, 35 pp.; Bø.

WALTER, H. (1951): Standortslehre. – 525 S.; Stuttgart & Ludwigsburg.

– (1979): Allgemeine Geobotanik. – 260 S.; Stuttgart.

WALTER, H. & BRECKLE, S. (1983): Ökologische Grundlagen in globaler Sicht. – Ökologie der Erde **1**: 238 S.; Stuttgart.

WALTER, H. & STRAKA, H. (1970): Arealkunde. – 478 S.; Stuttgart.

WESTMANN W.E. (1983): Plant community structure – spatial partioning of resources. – *In:* KRUGER, F.J., MITCHELL, D.T. & JARVIS, J.U.M. (eds.): Mediterranean-type ecosystems – the role of nutrients. – Ecol. Stud. **43**: 417–445; Berlin, Heidelberg & New York.

WIEGLEB, G. (1986): Grenzen und Möglichkeiten der Datenanalyse in der Pflanzenökologie. – Tuexenia **6**: 365–377; Göttingen.

WITTIG, R. & DURWEN, K.-J. (1982): Ecological indicator-value spectra of spontaneous urban floras. – *In:* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds.): Urban ecology: 23–31; Oxford etc.

WITTIG, R., BALLACH, H.-J. & BRANDT, C.J. (1985): Increase of number of acid indicators in the herb layer of a Millet grass-beech forest of the Westphalian bight. – Angew. Bot. **59**: 219–232; Göttingen.

ZARZYCKI, K. (1984): Indictor values of vascular plants in Poland. – Polska Akad. Nauk – Inst. Bot., 45 pp.; Krakau. [in polnisch]

ZEPP, H. (1991): Eine quantitative, landschaftsökologisch begründete Klassifikation von Bodenfeuchteregime-Typen für Mitteleuropa. – Erdkunde **45**: 1–17; Berlin.

ZOHARY, M. & FEINBRUN-DOTAN, N. (1966–1986): Flora Palaestina. – Parts 1–4 (8 Vols.); Jerusalem.

ZOLYOMI, B., BARATH, Z., FEKETE, G., JAJUCS, P., KARPATI, I., KOVACS, M. & MATE, I. (1967): Einreihung von 1400 Arten der ungarischen Flora in ökologische Gruppen nach TWR-Zahlen. – Fragm. bot. Mus. hist.-nat. hung. **4**: 101–142; Budapest.

Anschrift des Verfassers:

Dr. NIELS BÖHLING, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D–70191 Stuttgart.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QH
5
S932
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 534	47 S.	Stuttgart, 30. 11. 1995

Bioakustik, Taxonomie und molekulare Systematik amerikanischer Sperlingskäuze (Strigidae: *Glaucidium* spp.)

Bioacoustics, Taxonomy and Molecular Systematics in American Pygmy Owls (Strigidae: *Glaucidium* spp.)

SMITHSONIAN
AUG 13 1996
LIBRARIES

Von Petra Heidrich, Heidelberg, Claus König, Stuttgart und Michael Wink, Heidelberg

Mit 35 Abbildungen und 4 Tabellen

Summary

Owls are mainly active at dusk and night. Therefore plumage-patterns and colourations are less important than vocalizations in this group of nocturnal birds. This could explain the sometimes enormous individual variability of plumage-patterns, as well as the different colour-morphs. On the other hand the whole vocabulary of every species is totally inherited and taxonomically specific. Therefore vocalizations seem to be the most important interspecific isolating mechanisms and are consequently highly diagnostic in taxonomy.

Bioacoustical, ecological and genetic studies provide good evidence, that at least 14 species of Pygmy Owls (*Glaucidium* spp.) are present in America. Some taxa have been splitted taxonomically, because of significant vocal differences. Genetic studies (partial sequences of the cytochrome b-gene) support the bioacoustical assumptions, being additionally corroborated by morphological and ecological facts.

According to our DNA studies, nucleotide substitutions account for about 1% in the same species. Above 1,5–2% nucleotide substitutions the taxa should be treated as valid species. According to these criteria and/or the vocal data the following species of *Glaucidium* inhabit America: – 1.) *Glaucidium californicum* (Rocky Mountains from Canada to Arizona, perhaps to northernmost Mexico); – 2.) *Glaucidium gnoma* (Mexico to Panama, perhaps to NW-South America. The form *hoskinsii* from Lower California probably is a separate species); – 3.) *Glaucidium jardinii* (Andes of northern South America from Venezuela to Ecuador); – 4.) *Glaucidium bolivianum* (Montane and Cloud Forests on the eastern slopes of the Andes from Peru to northern Argentina); – 5.) *Glaucidium hardyi* (Lowland rain forests of tropical South America, e. g. in the Amazon-region); – 6.) *Glaucidium griseiceps* (southern Mexico and Central America); – 7.) *Glaucidium palmarum* (western Mexico from Sonora to Oaxaca); – 8.) *Glaucidium sanchezi* (northeastern Mexico in Tamaulipas and San Luis Potosi); – 9.) *Glaucidium parkeri* (eastern Andes of Ecuador, Peru, and N-Bolivia); – 10.) *Glaucidium minutissimum* (eastern Brazil, south to Santa Catarina State, and possibly the adjacent regions of Para-

guay and Argentina); – 11.) *Glaucidium brasilianum* (Texas to central Argentina); possibly the taxon from Texas to Central America represents a separate species: *G. ridgwayi*. The small form of northern Argentina (Salta, Tucumán) probably belongs to a separate species: *G. tucumanum*. – 12.) *Glaucidium peruanum* (W-Ecuador, W-Peru and probably NW-Chile); – 13.) *Glaucidium nanum* (Chile south of the Atacama Desert and Argentina from Rio Negro to Tierra del Fuego); – 14.) *Glaucidium siju* (Cuba and Pines).

Using „Maximum Parsimony" and „Neighbour Joining" the phylogeny of most of the taxa mentioned above were reconstructed from DNA-sequences of the cytochrome b-gene. According to these studies „species-groups" with allo-, respectively paraspecies exist around *Glaucidium brasilianum* (*brasilianum, nanum, peruanum*), *Glaucidium californicum* (*californicum, gnoma*), and *Glaucidium bolivianum* (*bolivianum, hardyi, jardinii*).

In northern Argentina (Salta) a very small taxon which is ecologically differentiated from *Glaucidium brasilianum* exists. This taxon, *Glaucidium tucumanum*, obviously has reached species status because genetic difference to *G. brasilianum* account for 8.7%!

Furthermore, the DNA studies clearly showed that the North American *Glaucidium californicum* has no closer relationship with the Eurasian *Glaucidium passerinum*, which joins a common phylogenetic cluster with the African *Glaucidium perlatum* and the palaearctic *Athene noctua*.

Zusammenfassung

Eulen sind überwiegend dämmerungs- und nachtaktiv. Deshalb spielen bei ihnen Gefiederzeichnungen und Färbungen für das gegenseitige Erkennen eine geringere Rolle als stimmliche Äußerungen. Dies würde die größere individuelle Variabilität des Gefieders und die zusätzlich verschiedenen Farbmorphen erklären. Demgegenüber ist das gesamte Lautinventar vollständig angeboren und artspezifisch. Daher spielen Lautäußerungen bei Eulen als wohl bedeutendste, interspezifische Isolationsmechanismen eine äußerst wichtige taxonomische Rolle.

Bioakustische, ökologische und molekularbiologische Untersuchungen belegen, daß in Nord- und Südamerika mindestens 14 Sperlingskauzarten (*Glaucidium* spp.) vorkommen. Dabei erwies es sich als sinnvoll, einige Taxa spezifisch aufzuspalten, weil es vor allem deutliche Unterschiede bei den stimmlichen Äußerungen gab. Molekularbiologische Studien (partielle Sequenzierung des Cytochrom b-Gens) bestätigten die bioakustischen Befunde, welche zusätzlich durch morphologische und ökologische Fakten untermauert wurden.

Nach der DNA-Sequenzierung bewegen sich Basenunterschiede bei Subspezies bis zu maximal etwa 1% innerhalb der gleichen Art. Ab 1,5–2% Basenaustauschen ist mit selbständigen Arten zu rechnen. Aufgrund der genetischen und akustischen Untersuchungen gibt es in Amerika folgende Arten der Gattung *Glaucidium*: – 1. *Glaucidium californicum* (Rocky Mountains von Kanada bis Arizona, eventuell bis ins nördlichste Mexico); – 2. *Glaucidium gnoma* (Mexico bis Panama, eventuell bis ins nordwestliche Südamerika. Die Form *hoskinsii* aus Niederkalifornien hat vermutlich Artstatus: *Glaucidium hoskinsii*); – 3. *Glaucidium jardinii* (Anden des nördlichen Südamerika, südwärts bis etwa zum Marañón-Durchbruch); – 4. *Glaucidium bolivianum* (Berg- und Nebelwälder am Osthang der Anden von Peru bis Nordargentinien); – 5. *Glaucidium hardyi* (Tiefland-Regenwälder im tropischen Südamerika, zum Beispiel im Amazonasgebiet); – 6. *Glaucidium griseiceps* (Südliches Mexico und Mittelamerika); – 7. *Glaucidium palmarum* (West-Mexico von Sonoroa bis Oaxaca); – 8. *Glaucidium sanchezi* (Tamaulipas und San Luis Potosí in Ost-Mexico); – 9. *Glaucidium parkeri* (Ostanden von Ecuador bis N-Bolivien); – 10. *Glaucidium minutissimum* (Ostbrasilien, südwärts bis Santa Catarina, möglicherweise bis in Grenzgebiete zu Argentinien und Paraguay); – 11. *Glaucidium brasilianum* (Texas bis Zentralargentinien); möglicherweise gehören die bisher als Subspezies betrachteten, von Texas bis Mittelamerika verbreiteten Käuze zu einer selbständigen Art: *Glaucidium ridgwayi*. Auch die kleine Form aus Nordargentinien (Salta, Tucumán) hat vermutlich Artcharakter: *G. tucumanum*. – 12. *Glaucidium peruanum* (W-Ecuador, W-Peru und wahrscheinlich NW-Chile.); – 13. *Glaucidium nanum* (Chile südlich der Atacama und Argentinien von Río Negro bis Feuerland); – 14. *Glaucidium siju* (Cuba und Pines).

Auf Grund der DNA-Sequenzierung wurde versucht, die Phylogenie dieser Taxa zu rekonstruieren. Dazu wurden die Sequenzdaten einer Analyse nach dem Maximum Parsimony- und dem Distanzverfahren „Neighbour-Joining" unterworfen. Danach existieren „Artenkreise"

um *Glaucidium brasilianum* (*brasilianum, nanum, peruanum*), *Glaucidium californicum* (*californicum, gnoma*) und *Glaucidium bolivianum* (*bolivianum, hardyi, jardinii*).

Wie schon erwähnt, gibt es anscheinend zusätzlich eine ökologisch differenzierte Form aus dem Komplex um *G. brasilianum* in Nordargentinien, der vermutlich sogar Artstatus zusteht: *Glaucidium tucumanum* (Basenunterschiede zu *brasilianum* = 8,7%!).

Die molekularbiologischen Untersuchungen ergaben ferner eindeutig, daß der nordamerikanische *Glaucidium californicum* keine nähere Verwandtschaft zum eurasischen *Glaucidium passerinum* hat, der mit der afrikanischen Art *G. perlatum* und mit dem Steinkauz (*Athene noctua*) eine gemeinsame genetische Gruppe zu bilden scheint.

Resumen

– Bioacústica, taxonomía y sistemática molecular en Mochuelos américanos (Strigidae: *Glaucidium* spp.) –

Lechuzas son aves crepusculares o nocturnas. Por eso colores y otras características del plumaje probablemente son de mucho menos valor para el reconocemiento mutuo que vocalizaciones. Esto pueda explicar la variabilidad individual del plumaje y además las diferentes morfas del colorido en varias espécies. Por otro lado en todas espécies de lechuzas el inventario vocal es totalmente innato y específico con una cierta variabilidad individual, pero sin „dialectos" y variaciones geográficas. Por este motivo vocalizaciones son los mecanismos interespecíficos más importantes en Strigidae y tocan und rollo muy importante para taxonomía.

Estudios morfológicos, bioacústicos, ecológicos y moleculares comprueban, que por lo menos 14 diferentes espécies de Mochuelos (*Glaucidium* spp.) existen en todo el continente américano. La disociación de algunas espécies se mostraba necesaria, sobre todo por las distintas vocalizaciones. Estudios moleculares (secuencias parciales del geno Citocroma-b) comprobaban los resultados bioacústicos, que fueron apoyados por investigaciones ecológicos y morfológicos.

Según las secuencias de la ADN las substituciones nucleotidas subespecíficas varian hasta aproximadamente 1% en una espécie. A partir de 1,5–2% substituciones nucleotidas se debería pensar en espécies distintas. Seguidamente (en pocos casos sólo por diferencias en vocalizaciones) hay las espécies siguentes en América: – 1.) *Glaucidium californicum* („Rocky Mountains" desde Canadá hasta Arizona, quizás hasta el extremo norte de México); – 2.) *Glaucidium gnoma* (desde México hasta Panamá, posiblemente hasta el noroeste de Sudamérica. La forma *hoskinsii* de Baja California probablemente es espécie distinta); – 3.) *Glaucidium jardinii* (Cordillera de los Andes en el norte de Sudamérica desde Venezuela hasta Ecuador); – 4.) *Glaucidium bolivianum* (Nubiselvas y selvas de montaña en las laderas orientales de los Andes desde Perú hasta el noroeste de la Argentina); – 5.) *Glaucidium hardyi* (Pluviselvas amazónicas); – 6.) *Glaucidium griseiceps* (Sur de México y Centroamérica); – 7.) *Glaucidium palmarum* (Oeste de México desde Sonora hasta Oaxaca); – 8.) *Glaucidium sanchezi* (Nordeste de México en Tamaulipas y San Luis Potosí); – 9.) *Glaucidium parkeri* (Laderas orientales de los Andes desde Ecuador hasta el Norte de Bolivia); – 10.) *Glaucidium minutissimum* (Este de Brasil hasta Santa Catarina y regiones cercanas); – 11.) *Glaucidium brasilianum* (desde Texas hasta el centro de la Argentina); posiblemente las formas desde Texas a Centroamérica, consideradas como subespécies de *G. brasilianum*, puedan tener estado específico: *G. ridgwayi*. Además una pequeña forma en el norte argentino (Salta, Tucumán) parece representar una espécie distinta: *G. tucumanum*. – 12.) *Glaucidium peruanum* (Oeste del Ecuador, oeste del Perú y probablemente el noroeste de Chile); – 13.) *Glaucidium nanum* (Chile al sur del desierto de Atacama y Argentina desde Río Negro hasta Tierra del Fuego); – 14.) *Glaucidium siju* (Cuba e Isla de Pines).

Siguiendo las secuencias de la ADN los autores intentaron a establecer una filogenía de las especies mencionadas arriba. Por este motivo los datos fueron analizados por „Maximum Parsimony" y „Neighbour-Joining". Seguidamente existen „grupos" de espécies a veces con allo- y paraespécies, como *Glaucidium brasilianum* (*brasilianum, nanum, peruanum*), *Glaucidium californicum* (*californicum, gnoma*) y *Glaucidium bolivianum* (*bolivianum, hardyi, jardinii*).

Además parece muy probable, que en el norte argentino pueda existir la forma ya mencionada arriba, siendo específicamente distinta de *Glaucidium brasilianum*: *Glaucidium tucumanum*. Esta espécie vive en un habitat de tipo „monte chaqueño" en Salta y Tucumán, distin-

guiéndose bien de *G. brasilianum* ecologicamente, según la ADN (substitución nucleotida 8,7%!) y por su tamaño.

Los estudios moleculares comprobaban sin dudas, que *Glaucidium californicum* de Norteamérica se encuentra bastante alejado de *Glaucidium passerinum* de la paleartida. Este último parece ser más cercano al africano *Glaucidium perlatum* y al paleartico *Athene noctua*. Las tres espécies probablemente forman un grupo genético común.

Inhalt

1. Einleitung 4
2. Arbeitsmethoden 6
2.1. Bioakustik 6
2.2. DNA-Isolierung 7
2.3. PCR und DNA-Sequenzierung 8
2.4. Abkürzungen 9
3. Die Sperlingskäuze Amerikas 9
3.1. Artenliste auf Grund bioakustischer, morphologischer und ökologischer Befunde 10
3.1.1. *Glaucidium californicum* Sclater 1857 10
3.1.2. *Glaucidium gnoma* Wagler 1832 13
3.1.3. *Glaucidium jardinii* (Bonaparte 1855) 16
3.1.4. *Glaucidium bolivianum* König 1991 18
3.1.5. *Glaucidium hardyi* Vielliard 1989 19
3.1.6. *Glaucidium griseiceps* Sharpe 1875 19
3.1.7. *Glaucidium palmarum* Nelson 1901 21
3.1.8. *Glaucidium sanchezi* Lowery & Newman 1949 21
3.1.9. *Glaucidium parkeri* Robbins & Howell 1995 21
3.1.10. *Glaucidium minutissimum* (Wied 1830) 24
3.1.11. *Glaucidium brasilianum* (Gmelin 1788) 25
3.1.12. *Glaucidium peruanum* König 1991 27
3.1.13. *Glaucidium nanum* (King 1827) 28
3.1.14. *Glaucidium siju* (D'Orbigny 1839) 30
3.2. Ergebnisse der molekularbiologischen Untersuchungen 32
3.2.1. Sequenzdaten 32
3.2.2. Basenzusammensetzung und Substitutionsmuster 34
3.2.3. Stammbaum-Rekonstruktion 37
4. Vergleich der molekularen, akustischen, biologischen und biogeographischen Aspekte 41
5. Danksagung 43
6. Literatur 44

1. Einleitung

Eulen sind überwiegend dämmerungs- oder nachtaktiv. Demzufolge spielen bei ihnen Gefiedermerkmale zweifellos eine geringere Rolle für das gegenseitige Erkennen als Lautäußerungen. Somit können sich die Eulen eine größere individuelle Variabilität des Gefieders und zusätzlich verschiedene Farbmorphen „leisten". Dagegen ist das gesamte Lautinventar vollständig angeboren (Scherzinger 1978, 1990; König 1991) und variiert bei einzelnen Arten (zum Beispiel *Aegolius funereus*) nur individuell in gewissen Grenzen (König 1968, 1969), das heißt: Eulen können nicht spotten. Sie zeigen – im Gegensatz zu manchen anderen Vogelarten – keine Neigung zu deutlicher Dialektbildung. Ihre Lautäußerungen dürften daher als biologische Isolationsmechanismen zwischen den verschiedenen Arten für die Taxonomie die wohl bedeutendste Rolle spielen (König 1991, 1994a, b).

Die amerikanischen Kleineulen der Gattungen *Glaucidium* und *Otus* sind wegen der Polymorphie verschiedener Formen taxonomisch besonders schwierig, wenn man sich bei der Bearbeitung auf klassische Methoden beschränkt und sich in erster Linie auf Balgmaterial aus Museen stützt (Hekstra 1982). Zur Klärung der Verhältnisse sind Freilanduntersuchungen, vor allem ökologischer Art, sowie bioakustische Arbeiten unerläßlich (König & Straneck 1989; Vielliard 1989; König 1991, 1994a, b).

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) begann vor acht Jahren einer der Autoren (C. K.), neotropische Sperlingskäuze (*Glaucidium* spp.) in Südamerika sowie in der Voliere zu studieren, um Fragen der ökologischen Differenzierung sowie der Taxonomie zu klären. Bei der Geländearbeit konnten Sperlingskäuze vor allem in Montanwäldern der Anden-Osthänge (südliche Yungas), im Trockenwald des Gran Chaco, im subtropischen Regenwald der argentinischen Provinz Misiones, im Buschland Zentralargentiniens sowie in den *Nothofagus*-Wäldern Patagoniens näher untersucht und in erster Linie deren Lautäußerungen auf Tonband aufgenommen werden. Diese wurden mit weiteren Tonaufnahmen von amerikanischen Sperlingskäuzen sowie mit solchen des eurasischen *Glaucidium passerinum* verglichen. Darüber hinaus wurde umfangreiches Balgmaterial aus den Beständen europäischer und amerikanischer Museen untersucht. Die Arbeiten ergaben, daß die Zahl der amerikanischen Sperlingskauzarten größer sein dürfte, als man bisher annahm. Es erwies sich als sinnvoll, verschiedene Taxa – trotz Ähnlichkeit von Färbung und Gefiederzeichnungen – artlich aufzuspalten, weil die Lautäußerungen mancher bisher jeweils zu einer Spezies gerechneten Formen zu verschieden sind (König 1991; Howell & Robbins 1995).

Für viele Bereiche der Biologie, insbesondere Populationsbiologie, Soziobiologie, Ökologie, Systematik und Evolutionsforschung ist es wichtig, den Verwandtschaftsgrad von Individuen innerhalb einer Population oder die phylogenetische Position von Subspezies, Arten und höheren Taxa zu kennen (Cooper et alii 1992). Bislang stehen zur Klärung dieser Fragen vor allem Morphologie aber auch zunehmend weitere Merkmale, wie Verhalten, Bioakustik, Ökologie und Biochemie zur Verfügung (Mayr 1975). Um die systematische Stellung von Arten oder von höheren Taxa festzulegen, werden diese Merkmale vergleichend ausgewertet. Wenn auch ursprüngliche und abgeleitete Merkmale unterschiedlich gewichtet werden, so ist das übergeordnete Kriterium die Ähnlichkeit, das heißt Taxa mit gleichen oder ähnlichen Merkmalen werden im allgemeinen als verwandt angesehen; je ähnlicher, desto näher die vermutete Verwandtschaft (Ridley 1993).

Im Großen und Ganzen funktioniert dieses Vorgehen recht gut und hat zu einer weitgehend akzeptierten Klassifizierung der Tiere, Pflanzen und Mikroorganismen geführt, zumal in vielen Fällen direkte Evidenz aus Fossilfunden herangezogen werden kann. Ein kaum zu lösendes Problem tritt jedoch dann auf, wenn ein Merkmal adaptiv und unabhängig voneinander, also konvergent entstanden ist. Dies ist oft der Fall, wenn zwei Taxa, aus unterschiedlicher genetischer Richtung kommend, dieselbe ökologische Nische besetzen. Durch natürliche Selektion und Adaption können in diesen Fällen bestimmte Merkmale identisch sein. Bei Anwendung des Ähnlichkeitskriteriums werden aber dann Taxa vereinigt, die phylogenetisch nicht zusammengehören. Dieses Dilemma läßt sich jedoch meist lösen, wenn man molekulare Marker analysiert, da molekulare Merkmale im allgemeinen nicht oder deutlich weniger konvergent und adaptiv selektiert werden (Hillis & Moritz 1990).

Wenn auch Methoden wie DNA-DNA-Hybridisierung (SIBLEY & AHLQUIST 1989) oder RFLP-Analysen beachtliches leisten, so läßt sich letztendlich eine wirklich verläßliche Aussage über die Verwandtschaft und Taxonomie erst machen, wenn die exakte Aminosäuresequenz von Markerproteinen oder – besser noch – die Basensequenz von mehreren Genen (DNA) miteinander verglichen wird.

In den letzten 10 Jahren ist man in vielen Bereichen der Phylogenieforschung dazu übergegangen, molekulare Methoden mit hohem Auflösungsvermögen einzusetzen. Hier steht insbesondere die Sequenzierung von Genen im Vordergrund, da sich auf der Ebene der DNA-Sequenzen die Evolutionsereignisse am klarsten widerspiegeln. Vereinfacht wird dieser Ansatz durch die methodische „Revolution" der Polymerase-Ketten-Reaktion (PCR) (ERLICH 1989; INNIS et alii 1990; WINK & WEHRLE 1994). Mittels PCR ist es heute möglich, aus geringen Mengen von Gesamt-DNA, die aus Blut, Muskel, ja selbst Knochen und Federkielen relativ einfach zu isolieren ist, gezielt einzelne Gene so stark zu amplifizieren, daß man sie direkt sequenzieren kann (ERLICH 1989; INNIS et alii 1990; HOELZEL 1992). Über den Vergleich homologer Gen-Sequenzen kann man dann mit Hilfe von speziellen Phylogenieprogrammen [z. B. PAUP (SWOFFORD 1993), MEGA (KUMAR et alii 1993)] Rückschlüsse auf Verwandtschaft und Abstammung ziehen.

Bei der Wahl der Markergene werden nicht solche Gene gewählt, welche die Morphologie einer Art prägen, sondern Gene, die für Enzyme oder rRNA kodieren (HILLIS & MORITZ 1990). Man hofft, auf diese Weise die Probleme von Anpassung und Konvergenz, welche die traditionelle morphologische Taxonomie so erschweren, zu minimieren. Bei Vögeln ist man international dazu übergegangen, mitochondrielle Gene, wie beispielsweise das Cytochrom b-Gen, als Marker zu amplifizieren und zu sequenzieren (HOELZEL 1992; KOCHER et alii 1989; RICHMAN & PRICE 1992; SEIBOLD et alii 1993, 1995; WINK et alii 1993, 1994; HELBIG et alii 1993; KORNEGAY et alii 1993). Die Organellgene, deren Evolution bei Tieren schneller verläuft als die der Kerngene, werden nur maternell vererbt (AVISE 1994).

Grundsätzlich ist die Zahl der Basenaustausche mit der Zeit korreliert. Wenn auch nicht alle Gene gleich schnell evolvierten, so läßt sich die Existenz einer „Molekularen Uhr" wohl kaum abstreiten. Dadurch haben wir die Möglichkeit, neben der Verwandtschaft auch grobe Aussagen darüber zu machen, wann Taxa sich in der Evolution getrennt haben (SHIELDS & WILSON 1987).

Um das für die Definition der einzelnen Sperlingskauzarten notwendige Mosaik an Merkmalen durch einen weiteren, sehr bedeutenden Baustein zu ergänzen, boten sich solche molekularbiologische Untersuchungen von Blut- und Gewebeproben (PCR, DNA-Sequenzierung) an. So entwickelte sich eine enge Zusammenarbeit zwischen dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (C. K.) und dem Institut für Pharmazeutische Biologie der Universität Heidelberg (P. H., M. W.), deren Ergebnisse hier erläutert werden sollen.

2. Arbeitsmethoden

2.1. Bioakustik

Lautäußerungen von Käuzen wurden sowohl auf mehreren Expeditionen in Südamerika, als auch in Volieren des Stuttgarter Naturkundemuseums auf Tonband (Audiokassetten TDK MA-XG 60 mit Metallbändern) aufgenommen (MARANTZ CP 430 mit Mikrofon SENNHEISER MKH 815). Darüber hinaus wurde zu Vergleichszwecken umfangreiches Stimmenmaterial

verwendet, das von der British Library of Wildlife Sounds (BLOWS), vom Cornell Laboratory of Ornithology sowie von einigen Kollegen zur Verfügung gestellt worden war. Dabei verglichen wir vor allem diejenigen Lautäußerungen miteinander, welche von den verschiedenen Arten in jeweils bestimmten Situationen geäußert wurden (zum Beispiel Reviergesänge, Bettelrufe, etc.). Diese Tonaufnahmen analysierten wir mit einem KAY DSP Sona-Graph, Model 5500. Dabei wurde im allgemeinen die Zeitachse auf 2 Sekunden und der Frequenzbereich auf 4 kHz eingestellt. Wo dieser Maßstab verändert wurde, ist dies in der Bildunterschrift vermerkt. Die mit einem Thermodrucker ausgedruckten Sonagramme enthalten ein Oszillo- (*oben*) und ein Spektrogramm (*unten*). Ersteres gibt die Intensität der Laute, das andere Tonhöhe in Kilohertz (kHz) und Tondauer in Sekunden (sec.) an (König 1991).

2.2. DNA-Isolierung

Ca. 2–3 dicke Tropfen Blut, aus der Flügelvene entnommen, wurden in 1 ml Isolierungspuffer (10% EDTA, 1% Tris, pH 7,5, 1% NaF, 0,5% Thymol) gesammelt und gut durchmischt (Arctander 1988). Im angegebenen Puffer läßt sich Blut gut konservieren, ohne daß die DNA zerstört wird. Dies ist wichtig, da die Blutproben meist weit entfernt von einem Labor in der Natur gewonnen werden müssen und es häufig längere Zeit dauern kann, bis die Proben bei 4 oder –20°C gelagert werden können. Lagerung über mehrere Jahre ist unter diesen Bedingungen möglich. Anstelle von Blutproben können auch tiefgefrorene oder in Alkohol konservierte Gewebestücke herangezogen werden. In einigen Fällen gelingt die DNA-Isolierung auch aus Federkielen, wenn diese von relativ frischen Präparaten stammen. Herkunft der Tiere ist aus Tab. 1 zu ersehen.

Zur DNA-Isolierung wurden 0,3 ml der Blut-Puffermischung zu 3 ml Isolierungspuffer (25 mM EDTA, 75 mM NaCl, 10 mM Tris pH 7,5, 1% SDS, 1–2 mg Proteinase K) gegeben und geschüttelt. Nach Inkubation über Nacht bei 37°C werden 1 Volumen einer gesättigten NaCl-Lösung hinzupipettiert und 15 sec lang kräftig geschüttelt. Nach einer 10minütigen

Tab. 1. Herkunft der Proben (Abkürzungen siehe Kap. 2.4.). – Origin of samples (abbreviations see chapter 2.4.).

Art	Ort (Museumsnummer)
Glaucidium perlatum	Südafrika
G. passerinum	Schwarzwald, Deutschland
G. hardyi 1	Pando, Bolivien, Amazonasgebiet (LSUMZ 9708)
G. hardyi 2	Ucayali, Peru (LSUMZ 10738)
G. „ridgwayi"?	Mexico (LSUMZ 18252)
G. gnoma	Cartago, Costa Rica (LSUMZ 19891)
G. californicum 1, 2	British Columbia, Kanada
G. peruanum 1	Churute, W.-Ecuador (JF 1)
G. peruanum 2	Lambayeque, W.-Peru (LSUMZ 5234)
G. bolivianum 1	Salta, Argentinien (SMNS 63624)
G. bolivianum 3	Pasco, Anden von Peru (LSUMZ 8205)
G. bolivianum 4	Cochabamba, Anden von Bolivien (LSUMZ 6755)
G. brasilianum 3, 5, 6	Iguazú, Misiones, Argentinien (SMNS 63626, 63647, 63648)
G. brasilianum 4	Ucayali, Peru (LSUMZ 10739)
G. brasilianum S1–S3	Calamuchita, Córdoba, Argentinien (SMNS 63649, 64791, 64792)
G. minutissimum?	Ostbrasilien
G. nanum S1, S2	Santa Cruz, Argentinien (SMNS 63632)
G. „tucumanum"	El Tala, Salta, Argentinien (SMNS 63625)
G. spec.	Mindo, Pichincha, Ecuador (LSUMZ 12188)
Athene noctua	Deutschland
Otus scops	Kreta
O. atricapillus 3	Misiones, Argentinien
O. kennicotti	Nordamerika

Tab. 2. Nukleotidsequenzen der Primer zur Amplifikation und Sequenzierung des Cytochrom b-Gens (verändert nach KOCHER et alii 1989). Alle Primer sind in 5′-3′-Orientierung angegeben. **Zahlen* verweisen auf die Positionen im Cytochrom b-Gen von *Gallus gallus* (DESJARDINS & MORAIS 1990) hin. – Nucleotide sequences of the primers to amplify and sequence the cytochrome b gene (altered after KOCHER et alii 1989). All primers are orientated 5′–3′. **Numbers* indicate the positions in the Cytochrome b gene of *Gallus gallus* (DESJARDINS & MORAIS 1990).

PCR Primer:				
mt-A (L-14995*):	CTCCCAGCCC	CATCCAACAT	CTCAGCATGA	TGAAACTTCG
mt-F (H-16065*):	CTAAGAAGGG	TGGAGTCTTC	AGTTTTTGGT	TTACAAGAC
Sequenzier Primer:				
mt-B (H-15298*):	TTGTGATTAC	TGTAGCACCT	CAAAATGATA	TTTGTCCTCA

Zentrifugation bei 3.500 rpm wurde der Überstand abgenommen, mit 2 Volumenteilen 100% Ethanol oder 0,8 Vol. Isopropanol versetzt. Die jetzt ausfallende DNA wurde entweder durch Zentrifugation oder durch Aufwickeln auf einen Glasstab gewonnen und anschließend mit 70% Ethanol gewaschen. Nach Abdampfen des Ethanols wurde die DNA in 1 ml TE-Puffer (10 mM Tris, pH 7; 10 mM EDTA) oder Aqua bidest. gelöst.

2.3. PCR und DNA-Sequenzierung

PCR-Ansatz

Ein typischer PCR-Reaktionsansatz enthält: 1 µg DNA, 75 µM dNTPs, 1,5 mM $MgCl_2$, 1,5–2,0 Einheiten Taq-Polymerase, 10 µl 10x Taq-Puffer, 20 pmol Primer (siehe Tab. 2) und H_2O ad 100 µl.

Primer

Die Taq-Polymerase benötigt einen DNA-Doppelstrang, um einen zweiten Strang komplementär zu ergänzen. Durch die Wahl der PCR-Primer wird entschieden, welches Gen amplifiziert wird. Primer zur Amplifikation des Cytochrom b-Gens: Primer A und F (Tab. 2) amplifizieren ein über 1000 bp langes Fragment des mitochondriellen Genoms, das den größten Teil des Cytochrom b-Gens umfaßt. Primer B wurde als Sequenzierprimer eingesetzt.

Temperaturprogramm

Nach einer initialen Denaturierung von 4 min bei 94°C, erfolgt das nachfolgende Temperaturprogramm: 94°C 45 Sekunden, 45°C 60 Sek., 72°C 90 Sek. Dieser Temperaturzyklus wird 30 mal im Thermozykler (Biometra) wiederholt.

Sequenzierung

Das PCR-Reaktionsprodukt wird über eine präparative Agarose-Gelelektrophorese von den Primern und nicht eingebauten Nukleotiden abgetrennt, aus dem Gel eluiert und mittels Quiaex-Kit (Diagen, Düsseldorf) gereinigt. Nach Fällung mit Natriumacetat und Isopropanol wird die DNA zur Sequenzierung in einem kleinen Volumen H_2O oder TE-Puffer aufgenommen. Die Sequenzierung erfolgt nach dem Strangabbruch-Verfahren (Verwendung von Dideoxynukleotiden) mittels Sequenase (USB) oder T7-Polymerase (Pharmacia) und Verwendung von 35_s-alpha-dATP als radioaktivem Tracer nach den Vorschriften der Hersteller. Nach Polyacrylamidgel-Elektrophorese werden die aufgetrennten DNA-Fragmente durch Autoradiographie sichtbar gemacht (SAMBROOK et alii 1989; WINK & WEHRLE 1994). Die Nukleotidsequenzen werden manuell bestimmt.

Sequenzauswertung

Die erhaltenen Nukleotidsequenzen des Cytochrom b-Gens wurden anhand der homologen Sequenz des Huhns (DESJARDIN & MORAIS 1990), geordnet („aligned") und über die

Phylogenieprogramme PAUP 3.1.1 (SWOFFORD 1993) und MEGA ausgewertet, die sich weltweit bewährt haben (STEWART 1993). Man unterscheidet Merkmals-„Maximum Parsimony" und „Distanzmethoden". Im „Maximum Parsimony"-Verfahren werden vor allem heuristische Algorithmen eingesetzt und zur statistischen Absicherung durch eine „Bootstrap-Analyse" abgesichert (SWOFFORD 1993). Als Distanzmethode hat sich das „Neighbour-Joining" bewährt, wobei als Distanzparameter die p-Distanz-, oder Kimura-2-Algorithmen (zur Korrektur von Ungleichmäßigkeiten zwischen Transitionen und Transversionen) angewendet werden (KUMAR et alii 1993). Wichtig ist die Auswahl der „Outgroup", die als Basis für die Rekonstruktion der Bäume dient. Sie sollte von allen Taxa gleichweit entfernt sein, aber nicht zur „Ingroup" gehören (HILLIS & MORITZ 1991).

2.4. Abkürzungen

BBC = British Braodcasting Company, London, U. K.;
BLOWS = British Library of Wildlife Sounds, London, U. K.;
BMNH = British Museum (Natural History Museum), Ornithology Department, Tring, U. K.;
CORNELL = Cornell Institute of Ornithology, Ithaca, U.S.A.;
JF = Zoologisk Museum (JON FJELDSÅ), Kopenhagen, Dänemark;
LSUMZ = Louisiana State University, Museum of Zoology, Baton Rouge, U.S.A.;
SMF = Forschungsinstitut und Museum Senckenberg, Frankfurt a. M., Deutschland;
SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Stuttgart, Deutschland;
ZMK = Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Deutschland.

3. Die Sperlingskäuze Amerikas

Es gibt verschiedene Gesichtspunkte, nach denen man den Begriff „Art" definieren kann (CRACRAFT 1983; MAYR 1940; MCKITTRICK & ZINK 1988). Wir halten das Konzept der „Biologischen Art" im Sinne von E. MAYR (1975) und J. HAFFER 1974, 1987, 1988, 1990) für das sinnvollste. Somit betrachten wir als Spezies die Vertreter einer Fortpflanzungsgemeinschaft, die Isolationsmechanismen entwickelt haben, damit sie sich nicht mit Angehörigen einer anderen Fortpflanzungsgemeinschaft unbegrenzt vermischen, wenn auch in manchen Fällen Hybridisierungen anzunehmen sind (KÖNIG 1991). Solche Bastarde dürften dann jedoch in der Regel entweder infertil oder zumindest in der Fortpflanzung behindert sein.

In der Literatur (AMADON & BULL 1988; BOCK & FARRAND 1980; ECK & BUSSE 1981) werden meist nur fünf Arten Sperlingskäuze für den amerikanischen Kontinent und seine Inselwelt aufgeführt:

- *Glaucidium gnoma* (Verbreitung: Rocky Mountains, südwärts bis Guatemala und Honduras);
- *Glaucidium brasilianum* (Texas, Mexico, Mittelamerika und ganz Südamerika bis Feuerland);
- *Glaucidium minutissimum* (Mexico, Mittelamerika, tropisches Südamerika bis Ostbrasilien);
- *Glaucidium jardinii* (Costa Rica, Panama und Anden von Venezuela bis Nordargentinien);
- *Glaucidium siju* (Cuba und Pines).

Ökologische Untersuchungen im Freiland sowie vor allem vergleichende Studien über die Lautäußerungen (KÖNIG 1991, 1994a; HOWELL & ROBBINS 1995), legten den Schluß nahe, daß die ersten vier Arten spezifisch aufgespalten werden müssen.

Die Gesamtzahl der Arten erhöht sich dadurch auf insgesamt mindestens 14, die sich alle stimmlich sowie nach ihren ökologischen Ansprüchen unterscheiden lassen. Unter diesen Gesichtspunkten ergeben sich dann folgende Arten (König 1991; Howell & Robbins 1995), die wir der Vollständigkeit halber auch mit deutschen, englischen und spanischen sowie in drei Fällen auch mit portugiesischen Namen versehen haben.

3.1. Artenliste auf Grund bioakustischer, morphologischer und ökologischer Befunde

3.1.1. *Glaucidium californicum* Sclater 1857
(Rocky Mountains-Sperlingskauz, Northern Pygmy Owl, Mochuelo Norteamericano)

Diese Art wurde bislang als *Glaucidium gnoma* bezeichnet und mit dem „echten" *G. gnoma* aus Mexico und Mittelamerika artlich vereinigt. Ridgway (1873) unterschied aber schon damals beide Formen, betrachtete allerdings *californicum* als Unterart des eurasischen *Glaucidium passerinum*. Er sieht diesem auch sehr ähnlich, ist jedoch relativ langschwänziger und hat keine dicht befiederten, sondern – wie alle amerikanischen Sperlingskäuze – beborstete Zehen. Das sicherste Unterscheidungsmerkmal zwischen *passerinum* und *californicum*, welches man vielfach auch noch an Präparaten erkennen kann, ist die stark blasenartig erhabene, stumpf kegelförmige („geschwollene") Umgebung der Nasenlöcher bei *californicum*, die auch die restlichen Arten des amerikanischen Kontinents aufweisen. Bei *passerinum* dagegen hebt sich die Umgebung der Nasenlöcher niemals dick „geschwollen" von der Wachshaut ab. Auf Grund dieses Merkmals dürfte eine bisher vermutete, nähere Verwandtschaft mit *G. passerinum* wenig wahrscheinlich sein (was auch aus genetischen Analysen klar hervorgeht, siehe Kap. 3.2.)

Glaucidium californicum und *G. gnoma* unterscheiden sich vor allem durch den unterschiedlichen Handflügelindex: *californicum* hat gerundete, *gnoma* spitze Flügel! Auch in den Maßen gibt es Unterschiede: Flügellänge (chord) bei *californicum* etwa 95–103 mm, Schwanz (Länge der mittleren Steuerfeder) 70,0–76,5 mm. Bei *gnoma* beträgt die Flügellänge etwa 86–91 mm, die Schwanzlänge 59 bis knapp 64 mm. Unklar ist der Status der Form *hoskinsii* aus den Bergen Niederkaliforniens. Nach der Gefiederzeichnung könnte man sie zu der nordamerikanischen Art *G. californicum* zählen. Sie ist jedoch deutlich kleiner mit absolut kürzerem Schwanz. So hat ein Weibchen aus den San Pedro Mts., Lower California (BMNH, Tring, Nr. 1955.6.N.20.4486, gesammelt am 8. 5. 1893), eine Flügellänge von 90,5 mm und eine Schwanzlänge von 64,0 mm. Die Flügelspitze ist gerundet (kleiner Handflügelindex) wie bei typischen *californicum* und weniger zugespitzt als bei *gnoma*. Demnach könnte man vielleicht *hoskinsii* als kleinste Unterart von *G. californicum* ansehen, zumal der betreffende Vogel doch noch relativ langschwänziger ist als die untersuchten Formen von *gnoma*. Es erscheint aber wahrscheinlicher, daß *hoskinsii* eine selbständige Art verkörpert: *Glaucidium hoskinsii*. Da wir jedoch weder Tonaufnahmen, noch DNA-Material von *hoskinsii* untersuchen konnten, muß diese Frage vorerst unbeantwortet bleiben.

G. californicum ist jedoch offensichtlich nicht nur relativ, sondern meist auch – die Artselbständigkeit von *hoskinsii* bleibt dabei ungeklärt – absolut langschwänziger als *gnoma*, während die Gefiederfärbung bei beiden sehr variiert. Allerdings scheint

Abb. 1. 3 Bälge von *Glaucidium californicum*. Links ein Stück der Unterart *pinicola* aus Colorado (graue Morphe); in der Mitte rote Morphe aus British Columbia; rechts graue Morphe aus Arizona. Alle Bälge Brit. Mus. Nat. History, Tring. Foto: SMNS (R. Harling). – 3 skins of *Glaucidium californicum*. Left: grey morph from Colorado (ssp. *pinicola*); centre: red morph from British Columbia; right: grey morph from Arizona.

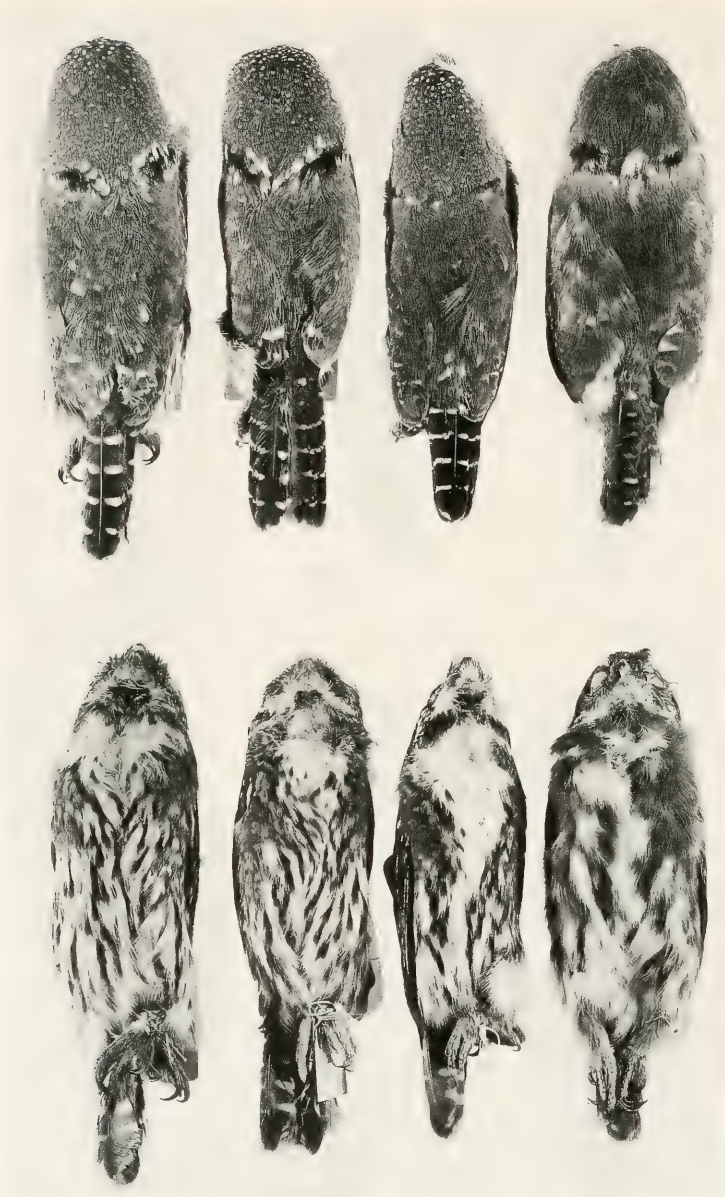


Abb. 2. Von links nach rechts: *Glaucidium californicum californicum* aus Kalifornien (BMNH, Tring); *G.* (?)*hoskinsii* „Lower California" (BMNH, Tring); *G. gnoma gnoma*, braune Morphe, aus Mexico (SMF); *G. gnoma cobanense*, rote Morphe, von Coban, Guatemala (BMNH, Tring). Foto: SMNS (R. Harling). – From left to right: *Glaucidium californicum* from California (BMNH, Tring); *G.* (?)*hoskinsii* from „Lower California" (BMNH, Tring); *G. gnoma gnoma*, brown morph, from Mexico (SMF); *G. gnoma cobanense*, red morph, from Coban, Guatemala (BMNH, Tring).

californicum unterseits stets kräftiger und klarer längsgestreift zu sein, während *gnoma* gröbere, teilweise ineinander übergehende Streifungen auf der Unterseite hat. Außerdem gibt es bei beiden Arten graue, braune und rote Morphen. Wegen der großen Ähnlichkeit im Gefieder wurde bis heute *californicum* nur subspezifischer Rang innerhalb der Art *G. gnoma* zuerkannt. Dies ist aber falsch (Abb. 1–2). *Glaucidium gnoma* und *G. californicum* unterscheiden sich nämlich deutlich durch unterschiedliche ökologische Ansprüche sowie durch verschiedene Lautäußerungen: Die erstgenannte Art bewohnt montane Laubwälder von Mexico bis Panama. Die andere (*californicum*) ist auf Koniferenwälder der Rocky Mountains beschränkt und ihre Verbreitung reicht südwärts bis Kalifornien und Arizona (eventuell bis in Nadelwaldungen in den Bergen des nördlichsten Mexico). Der Reviergesang von *Glaucidium californicum* besteht aus monotonen, im Abstand von etwa 2 Sekunden geäußerten Einzelpfiffen in längerer Folge. Sie ähneln sehr dem Gesang des eurasischen *Glaucidium passerinum* (Abb. 3–4), sind jedoch kräftiger und in der Tonlage etwas tiefer. Beide haben aber keine Ähnlichkeit mit dem Gesang von *Glaucidium gnoma* (siehe Kap. 3.1.2.). *Glaucidium californicum* ist nach den jetzigen Befunden eine valide Art und von *G. gnoma* spezifisch zu trennen (siehe unsere genetischen Ergebnisse!). Die Sperlingskäuze der Rocky Montains müssen daher jetzt *Glaucidium californicum* heißen.

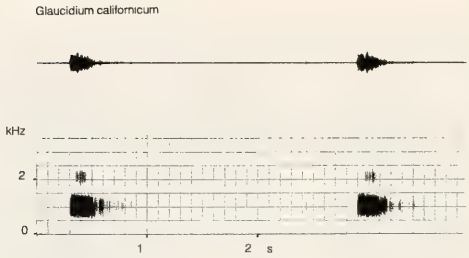
3.1.2. *Glaucidium gnoma* Wagler 1832
(Gnomen-Sperlingskauz, Mexican Pygmy Owl, Mochuelo mejicano)

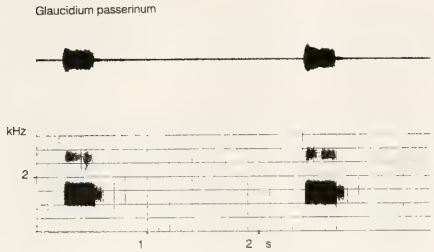
Obwohl der vorangegangenen Art sehr ähnlich – aber meist kleiner und deutlich kurzschwänziger – ist, wie bereits erwähnt, *G. gnoma* nicht konspezifisch mit *G. californicum*. Man kann beide Arten häufig schon im Gefieder dadurch unterscheiden, daß die Unterseite von *gnoma* „verwaschener" längsgestreift und eine Kehle und Vorderbrust umfassende Zone ausgedehnter weiß gefärbt ist. Bei der Subspezies *cobanense* aus Guatemala werden diese Merkmale noch deutlicher, so daß Käuze aus dieser Region im Gefieder etwas dem nordandinen *G. jardinii* ähneln (Abb. 2). Bei der Form aus Costa Rica sind diese Merkmale so stark ausgeprägt (Abb. 7), daß man die in dortigen Bergwäldern lebenden Sperlingskäuze bisher als Unterart von *jardinii* ansah: *Glaucidium jardinii costaricanum* (Kelso 1937). Betrachtet man jedoch die Zeichnungsmuster der Käuze von Mexico bis Costa Rica, so ist festzustellen, daß die Längsstreifung der Unterseite immer verwaschener wird, bis sie schließlich der von *G. jardinii* ähnelt. Letzterer unterscheidet sich aber durch einen völlig anderen Gesang.

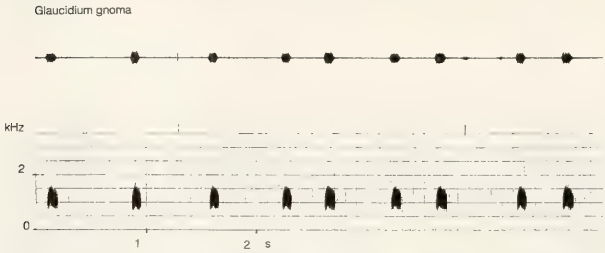
Nach Stimmenvergleichen von Tonbandaufnahmen kommt *Glaucidium gnoma* von Laubwäldern in den Bergen Mexicos über Bergwaldungen Mittelamerikas bis vielleicht sogar ins nordwestlichste Südamerika vor (König 1991, 1994a).

Der Reviergesang des Männchens ist eine Folge von in unregelmäßigem Rhythmus geäußerten Einzellauten (etwa 2–3 pro Sekunde), die mit regelmäßigen Folgen von Doppeltönen („couplets") abwechseln (Abb. 5–6). Dabei besteht der Gesang eines Kauzes aus einem Bergwald Panamas (Abb. 6) nur aus regelmäßigen „Couplets"; unregelmäßige Lautfolgen fehlen.

Wegen des Fehlens von mehr Vergleichsmaterial, kann leider nicht entschieden werden, ob es sich bei diesem Vogel, sowie bei ähnlich singenden aus Bergwäldern im nordwestlichen Südamerika um *G. gnoma*, oder um eine bislang noch unbekannte Art handelt. Darüber hinaus ist es wahrscheinlich, daß die von Sharpe







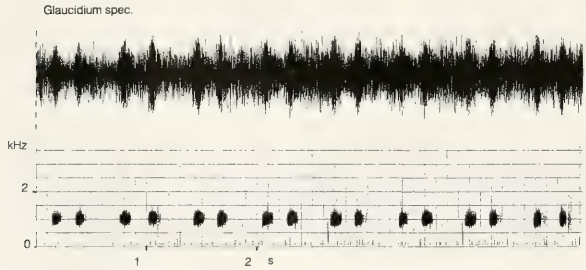


Abb. 3. Ausschnitt aus einer Gesangsstrophe von *Glaucidium californicum* (oben) aus Bolinas, Kalifornien. Aufnahme: J. T. Marshall (ARA-Records). – Part of a song-strophe of *Glaucidium californicum* (above) from Bolinas, California.

Abb. 4. Ausschnitt aus einer Gesangsstrophe von *G. passerinum* aus dem Schwarzwald, SW-Deutschland. Aufnahme: C. König. – Part of a song-strophe of *G. passerinum* from Schwarzwald (Black Forest), SW-Germany.

Abb. 5. Ausschnitt aus einer Gesangsstrophe von *G. gnoma* aus Coahuila, Mexico. Aufnahme: J. T. Marshall (ARA-Records). – Part of a song-strophe of *G. gnoma* from Coahuila, Mexico.

Abb. 6. Ausschnitt aus einer Gesangsstrophe von *G.* (?)*gnoma* (unten) von Cerro Punta, Panama. Aufmahme: R. Behrstock. – Part of a song-strophe of *G.* (?)gnoma from Cerro Punta, Panama.

Abb. 7. 2 Bälge von *Glaucidium gnoma costaricanum* aus Costa Rica (BMNH, Tring). Foto: SMNS (H. LUMPE). – 2 skins of *Glaucidium gnoma costaricanum* from Costa Rica (BMNH, Tring).

(1985a, b) als *Glaucidium cobanense* beschriebene Form aus Guatemala, vermutlich als Subspezies zu *G. gnoma* gehören dürfte. Zumindest ist sie nahe mit dieser verwandt. Im Gefieder ähnelt sie der Form *costaricanum* au Costa Rica (Abb. 2, 7).

Die gesanglichen Äußerungen der Sperlingskäuze aus Bergwäldern Costa Ricas ähnelt denen typischer *gnoma* sehr und zeigen keine Ähnlichkeit mit denen der nordandinen Art *G. jardinii* (3.1.3.). Die Bergwaldkäuze Costa Ricas müssen demnach *Glaucidium gnoma costaricanum* heißen, es sei denn, die Form *cobanense* würde sich als Allo- oder Paraspezeis zu *gnoma* erweisen. Auf keinen Fall ist *costaricanum* als Unterart von *G. jardinii* zu betrachten (KÖNIG 1991).

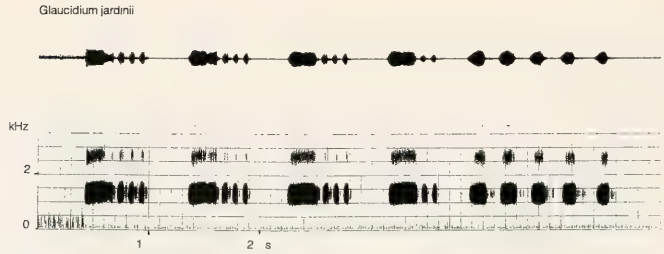


Abb. 8. Ausschnitt aus einer Gesangsstrophe von *Glaucidium jardinii* vom Cotopaxi, Ecuador. Die Einleitungstriller sind kurz, hart und „stotternd". Das anschließende „Staccato" ist relativ rasch. Aufnahme: N. Krabbe. – Part of a song-strophe of *Glaucidium jardinii* from Cotopaxi, Ecuador. The introductory trills are short and „stuttering". The following „staccato" is relatively fast.

Die bisher als Unterart zu *G. gnoma* gestellte Form *hoskinsii* aus Niederkalifornien hat, wie bereits bei *G. californicum* erwähnt, vermutlich Artstatus.

3.1.3. *Glaucidium jardinii* (Bonaparte 1855)
(Anden-Sperlingskauz, Andean Pygmy Owl, Mochuelo Andino)

Die bisher in Vogelführern und Abhandlungen über Eulen (zum Beispiel Fjeldså & Krabbe 1990, Wolters 1975–1982) Amerikas angegebene Verbreitung dieser Art (Costa Rica bis Bolivien oder Argentinien) stimmt nicht. In Mittelamerika kommt nach unseren Untersuchungen *Glaucidium jardinii* überhaupt nicht vor!

Die Verbreitung von *Glaucidium jardinii* dürfte auf den Andenraum im nördlichen Südamerika beschränkt sein. Die Terra typica ist Quito (Ecuador) (Bonaparte 1855). Dort kommt er anscheinend nur in Bergwäldern bis hinauf in die *Polylepis*-Regionen Venezuelas, Kolumbiens (außer Westkordillere) und Ecuadors vor. Etwa südlich des Marañón-Einschnittes in den Anden scheint er in den montanen Wäldern am Osthang der Kordilleren durch den neubeschriebenen *Glaucidium bolivianum* ersetzt zu werden, dessen Verbreitung bis in die „Yungas" des nördlichen Argentiniens (Salta, Jujuy, Tucumán) reicht (König 1991, 1994a). Nach neuesten Untersuchungen (Robbins & Howell 1995) könnte *G. jardinii* lokal neben dem neu beschriebenen *Glaucidium parkeri* vorkommen, wobei *jardinii* vermutlich höhere Lagen bevorzugt.

Der Reviergesang von *Glaucidium jardinii* beginnt mit einer Folge von kurzen, etwas „stotternd" klingenden Trillern, an die sich eine Reihe von relativ schnell, aber regelmäßig aneinandergereihten Einzellauten (etwa 4 in der Sekunde) anschließt (Abb. 8). Die stotternden Triller werden relativ häufig geäußert.

Nach diesen Befunden dürfte *G. jardinii* mit *G. brasilianum* nicht näher verwandt sein. Auf keinen Fall ist er somit eine „ökologische Rasse" von letzterem (Phelps & Phelps 1958).

Von *G. bolivianum* (3.1.4.) unterscheidet er sich deutlich durch stimmliche Äußerungen sowie im Verhalten. *Glaucidium jardinii* gehört zu den am Tage häufig aktiven Sperlingskäuzen, während *bolivianum* überwiegend dämmerungsaktiv ist.

Aus Bergwäldern Süd-Ecuadors (Cordillera de Cutucú, Morona-Santiago) liegt uns eine Tonaufnahme vom Gesang eines Sperlingskauzes vor, die Doppellaute enthält. Sie stammt mit Sicherheit nicht von *G. jardinii* (CORNELL-Nr. 41504, Aufn.

M. ROBBINS 1984) sondern dürfte nach ROBBINS & HOWELL (1995) von dem von ihnen neu beschriebenen *Glaucidium parkeri* (3.1.9.) stammen.

Diese Lautäußerungen scheinen ferner denen eines Kauzes zu ähneln, welche MILLER (1963) in der Westkordillere Kolumbiens vernahm (leider liegt keine Tonaufnahme, sondern nur eine Beschreibung vor). Dessen Gesang beschrieb er als vielfach aus Doppellauten bestehend. Künftige Untersuchungen müssen klären, ob dieser Kauz zu *parkeri* oder zu dem Artenkreis um *G. gnoma* (3.1.2.) gehört, der möglicherweise eine noch unbeschriebene Art enthält.

Abb. 9. Linker Flügel (von dorsal) von *Glaucidium bolivianum* (links) aus den „Yungas" bei La Paz, Bolivien. Die Handschwingen überragen die Armschwingen nur wenig (kleiner Handflügelindex). Skizze: M. GRABERT. – Left wing (from above) of *Glaucidium bolivianum* (left) from the Yungas of La Paz, Bolivia. The primaries reach only a few millimeters beyond the tips of the secondaries (rounded wing-tip).

Abb. 10. Linker Flügel von *G. jardinii* (rechts) aus der Umgebung von Quito, Ecuador. Die Handschwingen überragen die Armschwingen beträchtlich (großer Handflügelindex). Skizze: M. GRABERT. – Left wing of *G. jardinii* (right) from near Quito, Ecuador. The primaries reach rather far beyond the tips of the secondaries (pointed wing-tip).

3.1.4. *Glaucidium bolivianum* König 1991
(Yungas-Sperlingskauz, Yungas Pygmy Owl, Caburé Yungueño)

Diese neubeschriebene Art wurde – trotz ähnlicher Gefiederzeichnung – aufgrund abweichender Lautäußerungen sowie morphologischer Unterschiede von *G. jardinii* abgetrennt (König 1991). Sie hat relativ kürzere und abgerundetere Flügel als *jardinii*, was auf eine etwas andere Lebensweise hinweist (Abb. 9–10). Tatsächlich ist diese Art – im Gegensatz zu der anderen – überwiegend dämmerungs- und nachtaktiv, bewohnt meist dichtere Vegetation und bevorzugt den dichtbelaubten, mit Epiphyten bewachsenen Kronenbereich höherer Bäume in den Nebelwäldern der Ostanden („Yungas") (Hueck 1966).

Der Gesang wird mit 2–3 langen, melodisch-weichen Trillern von 1–1 1/2 Sekunden Dauer eingeleitet, an die sich in gemächlicher Folge (etwa 1 1/2–2 Laute in der Sekunde) längere Reihen aus monotonen Einzelpfiffen anschließen (Abb. 11). Der größte Teil des Gesanges besteht aus solchen, in gemächlichem „staccato" vorgetragenen Lautfolgen, während die Triller relativ selten zu hören sind.

Nachdem die Gesänge verschiedener Männchen von NO-Peru bis Nordargentinien kaum variieren, sich aber von solchen aus Venezuela und Ecuador deutlich unterscheiden, dürfte *G. bolivianum* von dem nordandinen *G. jardinii* sicher spezifisch verschieden sein. Die Verbreitungsgrenze zwischen beiden Arten verläuft vermutlich im Bereich des Marañón-Durchbruchs durch die nördlichen Anden. Nach Süden reicht das Vorkommen bis in die Ausläufer des „tucumanisch-bolivianischen Waldes" (Südliche Yungas) in der argentinischen Provinz Tucumán, eventuell sogar

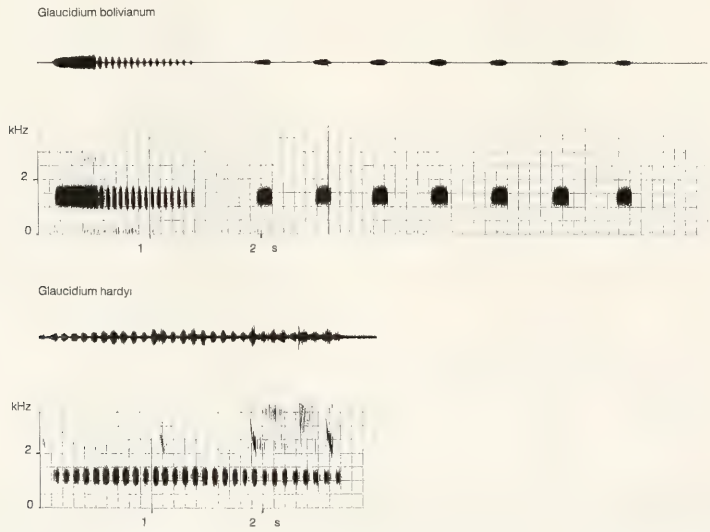


Abb. 11. Ausschnitt aus einer Gesangsstrophe von *Glaucidium bolivianum* (oben) aus der Umgebung von Salta, Argentinien. Man beachte den langen Einleitungstriller sowie die langsame Lautfolge im Vergleich zu Abb. 8. Aufnahme: C. König. – Part of a song of *Glaucidium bolivianum* (above) from near Salta, Argentina. Note the long introductory trill and the slow sequence of notes in the following strophe, compared with fig. 8.

Abb. 12. Gesangsstrophe von *G. hardyi* aus Rondônia, Brasilien. Aufnahme: J. Vielliard (ARA-Records). – Song-strophe of *G. hardyi* from Rondônia, Brazil.

bis ins nordöstlichste Catamarca. Im Norden seines Verbreitungsgebietes könnte lokal neben ihm *Glaucidium parkeri* (3.1.9.) vorkommen.

3.1.5. *Glaucidium hardyi* Vielliard 1989
(Amazonas-Sperlingskauz, Amazonian Pygmy Owl, Caburé Amazónico, portugiesisch: Caburé Amazônico)

Diese Art wurde bislang allgemein für *Glaucidium minutissimum minutissimum* gehalten (Peters 1940). Nach dem Gefieder sind beide Arten auch nur schwierig zu unterscheiden (König 1991, 1994a). Vielliard (1989) stellte aber durch bioakustische Studien fest, daß es sich um eine andere Art handeln muß. Diese ist in den tropischen Regenwäldern des Amazonasgebietes zu Hause, in denen *Glaucidium minutissimum* fehlt. *Glaucidium hardyi* bewohnt die mit Epiphyten dicht bewachsene Kronenregion der Urwaldbäume und ist daher schwierig zu beobachten.

Der Reviergesang ist ein melodischer, etwas abfallender Triller, welcher etwas an denjenigen von *Glaucidium bolivianum* erinnert (Abb. 12). Staccato-Reihen aus Pfeiftönen werden jedoch nicht geäußert. Möglicherweise stehen sich *G. hardyi* und *G. bolivianum* verwandtschaftlich näher und bilden vielleicht einen Artenkreis. Zu *G. minutissimum* dürfte nach dem bisherigen Wissensstand jedoch keine nähere Verwandtschaft bestehen, wie sie von Howell & Robbins (1995) vermutet wird.

3.1.6. *Glaucidium griseiceps* Sharpe 1875
(Yucatán-Sperlingskauz, Central American Pygmy Owl, Mochuelo Centroamericano)

Bislang wurden die Yucatán-Sperlingskäuze Mexicos und Mittelamerikas zu *Glaucidium minutissimum* gezählt, weil sie eine dieser Art verblüffend ähnliche Gefiederfärbung haben (Abb. 13). *G. griseiceps* hat jedoch einen großen, weißen Brustfleck, der sich bauchwärts fortsetzt. Außerdem sind Brust- und Bauchseiten kräftig längsgestreift. *G. minutissimum* dagegen weist nur einen relativ kleinen, weißen Fleck auf der Vorderbrust auf und die rostbräunliche Zeichnung der Unterseite ist verwaschener. Die Schwanzzeichnung variiert bei *griseiceps* stärker als bei *minutissimum*.

Glaucidium griseiceps bewohnt feucht-tropisches Wald- und Buschland in tieferen und mittleren Lagen (bis etwa 1000 m Höhe). Er ist nach Howell & Robbins (1995) von Südmexico über große Teile Mittelamerikas bis ins nordwestlichste Südamerika (NW-Kolumbien, NW-Ecuador) verbreitet. Da der bisher in subspezifischem Sinn benützte Name *griseiceps* für Käuze von der Halbinsel Yucatán der älteste ist, sollte die Art folglich auch *Glaucidium griseiceps* heißen. Ihr Gesang besteht aus kurzen Reihen (meist etwa 5–18 Laute) monotoner, in regelmäßigem Rhythmus geäußerter Einzelpfiffe, die nach Pausen unterschiedlicher Länge wiederholt werden (Abb. 14a).

Strophen aus nur zwei oder drei Einzeltönen (wie Tonaufnahme eines Vogels aus San Luis Potosí, Mexico, auf der ARA-Records-Kassette über Stimmen amerikanischer Eulen) erinnern sehr an den Gesang von *Glaucidium minutissimum*. Diese Tatsache veranlaßte Howell & Robbins (1995) die Sperlingskäuze aus Tamaulipas und San Luis Potosí als eigene Art zu betrachten: *Glaucidium sanchezi* (Abb. 14b, 3.1.8.). Auch der bisher als Rasse von *G. minutissimum* angesehenen Form *palmarum* aus dem westlichen Mexico wird der Artstatus zugebilligt (3.1.7.). Alle 3 Taxa sowie *G. hardyi* und *G. minutissimum* ordnen sie – vor allem wegen der Ähnlichkeit in Gestalt und Gefiederzeichnungen – dem *Glaucidium minutissimum*-Komplex zu.

Abb. 13. *Oben: Glaucidium minutissimum* aus São Paulo, Brasilien (links) und *G. griseiceps* (rechts) aus Guatemala. – *Above: Glaucidium minutissimum* (left) from São Paulo, Brazil and *G. griseiceps* (right) from Guatemala. – *Unten: G. griseiceps* (links) und *G. minutissimum* (rechts). Beide Bälge SMF. Foto: SMNS (R. Harling). – *Below: G. griseiceps* (left) and *G. minutissimum* (right). Both skins SMF.

Die schon früher geäußerte Vermutung, *G. griseiceps* könnte mit *G. minutissimum* näher verwandt sein (König 1991, 1994a), erscheint nach unseren neuesten Untersuchungen fraglich. Dasselbe gilt vermutlich auch für *palmarum* und *sanchezi*, die möglicherweise mit *griseiceps* und *parkeri* den *G. griseiceps*-Komplex bilden. Solange hierüber jedoch keine DNA-Untersuchungen vorliegen, muß alles Hypothese bleiben!

3.1.7. *Glaucidium palmarum* Nelson 1901
(Colima-Sperlingskauz, Colima Pygmy Owl, Mochuelo de Colima)

Der Colima-Sperlingskauz wurde bislang als Unterart von *Glaucidium minutissimum* betrachtet. Howell & Robbins (1995) billigen ihm jedoch Artstatus zu, weil sein Gesang deutlich von dem von *G. griseiceps* abweicht: die Einzellaute in den kurzen Strophen sind deutlich kürzer als bei *griseiceps* und *sanchezi*. Außerdem ist die Lautfolge schneller (etwa 3 Laute in der Sekunde). Bei den beiden anderen Arten sind die Einzellaute gedehnter und in der Sekunde werden nur zwei Laute geäußert.

Glaucidium palmarum ist im Westen von Mexico von Sonora bis Oaxaca verbreitet, wo er Kiefern-Eichen-Wälder bis in etwa 1500 m Höhe bewohnt. Er ähnelt *G. griseiceps*, ist aber deutlich heller (Näheres bei Howell & Robins 1995). Das sicherste Unterscheidungsmerkmal gegenüber anderen Arten aus dem mexikanisch-mittelamerikanischen Raum ist sein Gesang. Dabei müssen wir uns auf die Angaben von Howell & Robbins (1995) stützen, weil uns kein Tonmaterial vorliegt.

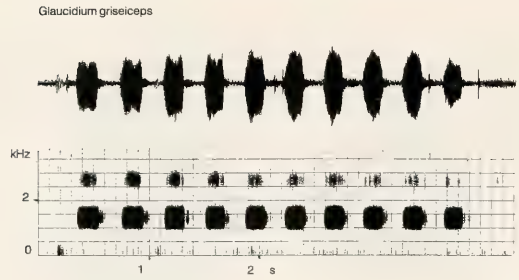
3.1.8. *Glaucidium sanchezi* Lowery & Newman 1949
(Tamaulipas-Sperlingskauz, Tamaulipas Pygmy Owl, Mochuelo de Tamaulipas)

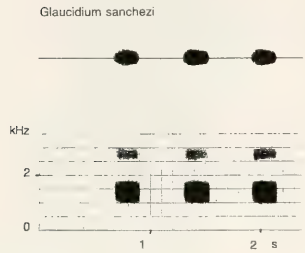
Glaucidium sanchezi wurde bisher als Subspezies von *Glaucidium minutissimum* betrachtet. Nach Untersuchungen von Howell & Robbins (1995) steht ihm jedoch Artstatus zu. Aufgrund eigener bioakustischer Erfahrungen können wir dies unterstützen. Im Gefieder liegen geringe Unterschiede zu den beiden vorigen Arten vor. *G. sanchezi* ist jedoch normalerweise dunkler als *palmarum* und hat einen weniger gefleckten Oberkopf. Er ist im nordwestlichen Mexico (Tamaulipas, San Luis Potosí) in Bergwäldern verbreitet, wo er noch in über 1500 m Höhe vorkommt.

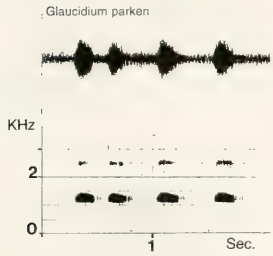
Sein Gesang besteht aus meist 2–3 gedehnten Einzellauten, die nach einer Pause wiederholt werden (Abb. 14b). Dadurch ähneln seine gesanglichen Äußerungen denen von *Glaucidium minutissimum* sehr (Hardy et alii 1989). Kein Wunder, daß man bei einer solchen stimmlichen und äußerlichen Ähnlichkeit bisher an eine Unterart von *minutissimum* dachte.

3.1.9. *Glaucidium parkeri* Robbins & Howell 1995
(Zamora-Sperlingskauz, Subtropical Pygmy Owl, Mochuelo de Zamora-Chinchipe)

Der Zamora-Sperlingskauz wurde von Robbins & Howell 1995 neu beschrieben. Er lebt in Bergwäldern der Ost-Anden von Ecuador und Peru, lokal bis nach N-Bolivien, in Höhen zwischen 1450 und 1975 m. Im Norden seines Verbreitungsgebietes könnte er lokal neben *Glaucidium jardinii* vorkommen, der meist jedoch größere Höhen bevorzugt. In Peru und Nordbolivien wäre ein Zusammentreffen mit *Glaucidium bolivianum* denkbar. Von beiden unterscheidet er sich durch die Stimme.







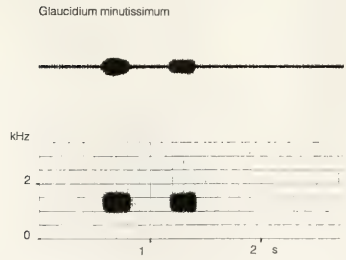


Abb. 14a. Gesangsstrophe von *Glaucidium griseiceps* (oben) aus Panama. Aufnahme: R. Brown (BLOWS). – Song-strophe of *Glaucidium griseiceps* from Panama.

Abb. 14b. Gesangsstrophe von *G. sanchezi* aus San Luis Potosí, Mexico. Aufnahme: BBC (ARA-Records). – Song-strophe of *G. sanchezi* from San Luis Potosí, Mexico.

Abb. 15. Gesangsstrophe von *G. parkeri* aus der Serranía Bellavista, La Paz, Nordbolivien. Aufnahme: T. Parker (CORNELL-Nr. 33747). – Song-strophe of *G. parkeri* from Serranía Bellavista, La Paz, N-Bolivia.

Abb. 16. Gesangsstrophe von *G. minutissimum* (unten) aus São Paulo, Brasilien. Aufnahme: J. Vielliard (ARA-Records). – Song-strophe of *G. minutissimum* (below) from São Paulo, Brazil.

Äußerlich den vorgenannten Arten aus Mexico und Mittelamerika ähnlich, ist er jedoch allgemein wesentlich dunkler. Der Oberkopf weist eine relativ dichte, weiße Punktierung auf. Ebenso sind die Schulterflecken und Flügelbänderungen weiß, nicht ockerfarben getönt, wie bei den vorgenannten Arten (nach ROBBINS & HOWELL 1995). Wir haben bis jetzt noch kein Exemplar dieser neubeschriebenen Art gesehen.

ROBBINS & HOWELL beschreiben den Gesang als eine kurze Strophe (meist 2–4 Einzellaute in einer Folge), die nach einer Pause wiederholt wird. Dabei sei typisch, daß der zeitliche Abstand zwischen den Einzellauten gegen Ende langsamer wird, so daß die Strophe einen „zögernden" Charakter hat: „wü-wü--wü" oder „wü-wü--wü---wü".

Wir haben insgesamt drei Tonaufnahmen, eine von M. ROBBINS aus der Cordillera de Cutucú (Morona Santiago, Ecuador, CORNELL-Nr. 41504) und zwei, die T. PARKER 1979 und 1983 in Nordbolivien machte (CORNELL-Nr. 13885 und

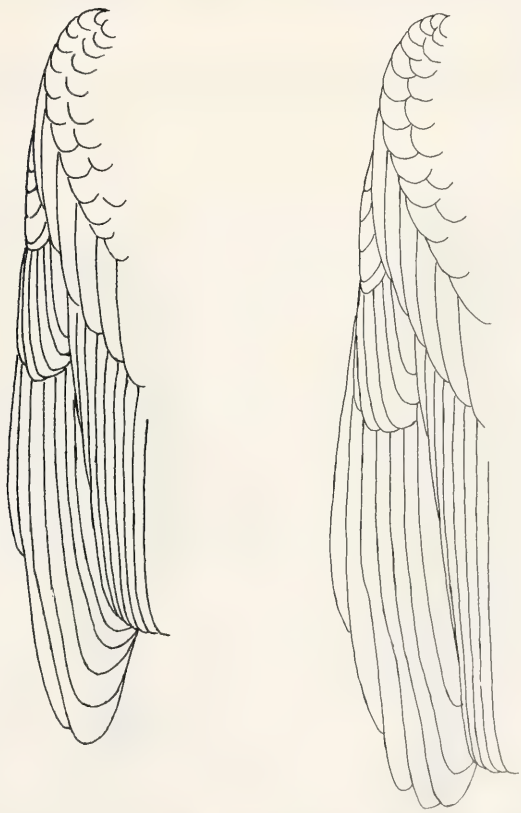


Abb. 17. Linker Flügel von *Glaucidium minutissimum* (links) aus Ostbrasilien. Die Handschwingen überragen die Armschwingen beträchtlich. Skizze: M. GRABERT. – Left wing of *Glaucidium minutissimum* (left) from eastern Brazil. The primaries reach far beyond the secondaries.

Abb. 18. Linker Flügel von *G. hardyi* (rechts) vom Ucayali, Peru. Die Handschwingen überragen die Armschwingen kaum. Skizze: M. GRABERT. – Left wing of *G. hardyi* (right) from Ucayali, Peru.

33747) (Abb. 15). Bei diesen variiert die Zahl der Einzellaute in einer Strophe zwischen 2 und 6.

3.1.10. *Glaucidium minutissimum* (Wied 1830)

(Zwerg-Sperlingskauz, Least Pygmy Owl, Caburé Enano, portugiesisch: Caburé-miudinho)

Der wirkliche *Glaucidium minutissimum* kommt nur im östlichen Brasilien, südwärts bis etwa zum Staat Santa Catarina vor. Möglicherweise dringt er lokal auch bis in die argentinische Provinz Misiones sowie ins östliche Paraguay vor. Von den mittelamerikanischen Arten ist er weiträumig isoliert. Er ist eine Vogel tropisch/subtropischer Wälder mit dichtem Unterwuchs (Sick 1985; Vielliard 1989), wo er bis etwa 1000 m über NN angetroffen werden kann.

Sein Gesang besteht aus charakteristischen, in bestimmten Abständen wiederholten, etwas gedehnten Doppelpfiffen, die einen melancholischen Klangcharakter haben (Abb. 16). Die in verschiedenen Bestimmungsbüchern sonst noch erwähnten Lautäußerungen beziehen sich im allgemeinen auf *Glaucidium hardyi*, welchen man bis vor wenigen Jahren für *G. minutissimum* hielt, mit dem er aber nicht näher verwandt zu sein scheint.

Wie beim Vergleich von Bälgen zu sehen, sind sich *G. hardyi, G. griseiceps, G. palmarum, G. sanchezi, G. parkeri* und *G. minutissimum* im äußeren Erschei-

Abb. 19. *Glaucidium hardyi* (links) vom Ucayali, Peru (ZMK, Bonn) und *G. minutissimum* (rechts) aus Ostbrasilien (SMNS, Stuttgart). Foto: SMNS (H. Lumpe). – *Glaucidium hardyi* (left) from Ucayali, Peru (ZMK, Bonn) and *G. minutissimum* (right) from Eastern Brazil (SMNS, Stuttgart).

nungsbild zum Verwechseln ähnlich. Alle haben beispielsweise einen ungefleckten Rücken, was aber auch bei weiteren Arten (zum Beispiel *Glaucidium brasilianum*) vorkommen kann. *G. hardyi* hat jedoch normalerweise einen kleineren Handflügelindex (abgerundetere Flügel) (Kipp 1959) und einen kräftiger gezeichneten Oberkopf, der sowohl Punkte, als auch manchmal feine Schaftstriche aufweist (Abb. 17–19).

Bei *G. griseiceps* scheint die Schwanzzeichnung stärker zu variieren als bei *hardyi* und *minutissimum*. Die 3 anderen Arten unterscheiden sich vor allem durch unterschiedliche Lautäußerungen (Robbins & Howell 1995).

Deutlich unterschiedliche Farbmorphen sind bei allen sechs Arten bis jetzt noch nicht bekannt. Dafür gibt es von *minutissimum* Stücke mit unterschiedlichem Handflügelindex. Während Exemplare aus dem brasilianischen Staat São Paulo einen relativ kleinen Handflügelindex haben, also ziemlich rundflügelig sind, hatten wir andere Museumsbälge mit dem Herkunftsnachweis „Brasilien" in der Hand, welche ausgesprochen spitzflügelig waren. Ob es sich hier um Polymorphie handelt, oder ob dies auf mögliche, taxonomische Unterschiede hinweist, muß künftig untersucht werden.

3.1.11. *Glaucidium brasilianum* (Gmelin 1788)
(Brasil-Sperlingskauz, Ferruginous Pygmy Owl, Caburé Común, portugiesisch: Caburé do Sol)

Diese äußerst polymorphe Art (König 1991) ist vermutlich von Texas über Mexico und Mittelamerika südwärts bis ins zentrale Argentinien verbreitet. Dabei muß noch überprüft werden, ob die Vögel aus Texas, Mexico und Mittelamerika wirklich zur gleichen Art gehören. Manches spricht dafür, daß diese Käuze zu einer selbständigen Art gehören: *Glaucidium ridgwayi*. Die Folge der Einzellaute im Gesang ist langsamer (etwa 2 in der Sekunde) und die Schwanzfedern sind fast immer eng quergebändert (sehr ähnlich *G. nanum*!)

Offensichtlich wärmeliebend, fehlt *Glaucidium brasilianum* in höheren Lagen der Anden (Bergwälder). Außerdem gibt es ihn nicht im westlichen Ecuador, in Westperu und Chile sowie in Patagonien. *G. brasilianum* wird dort durch andere Arten ersetzt.

Glaucidium brasilianum bewohnt subtropische und tropische Wälder mit Lichtungen sowie aufgelockerte Trockenwaldgebiete und mancherorts (zum Beispiel in der argentinischen Provinz Salta) Dornbusch mit großen Kakteen. Im Gebirge kommt er nur lokal über 1500 m vor und meidet dort Berg- und Nebelwälder.

Der Gesang besteht aus langen Tonketten, in denen kurze Einzellaute „staccato" aneinandergereiht werden. Die Lautfolge ist regelmäßig und beträgt etwa 3 Töne in der Sekunde (Abb. 20a-d). Außerdem ist ein „Tschirrpen" typisch, das bei Aufregung geäußert wird (Abb. 21a, b).

Glaucidium brasilianum kommt nicht nur in verschiedenen Farbmorphen und unterschiedlichen Zeichnungsmustern vor, sondern weist auch enorme Größenunterschiede auf. So gibt es in Zentralargentinien (Córdoba) sowie in Ostbrasilien (Espírito Santo) ausgesprochen große Käuze, während solche aus Nordargentinien (Salta, Jujuy) auffallend klein sind. Letztere werden als *Glaucidium brasilianum tucumanum* bezeichnet. Sie bewohnen trockenen Dornbusch und lockeren „monte chaqueño". Bei dieser Form scheint eine rotbraune Morphe äußerst selten zu sein; jedenfalls sahen wir bisher nur Exemplare mit graubrauner Grundfärbung und stets weißer Schwanzzeichnung.

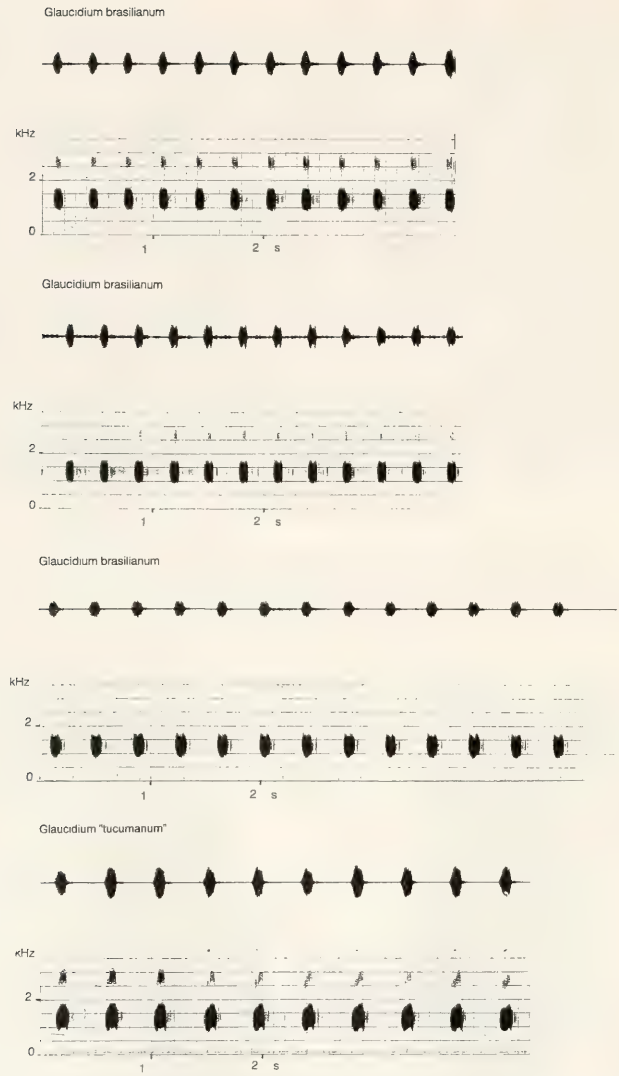


Abb. 20. Ausschnitte aus Gesangsstrophen von *Glaucidium brasilianum* (*a-c*) (von oben) und *G. „tucumanum"* (*d*). Alle Aufnahmen: C. König. – Parts of song-strophes of *Glaucidium brasilianum* (*a-c*) (from above) and *G. „tucumanum"* (*d*). — *a*) Rote Morphe von *G. brasilianum* aus Misiones, Argentinien. – Red morph of *G. brasilianum* from Misiones, Argentina. — *b*) Braune Morphe von *G. brasilianum* aus Misiones, Argentinien. – Brown morph of *G. brasilianum* from Misiones, Argentina. — *c*) Braune Morphe einer großen Form (*stranecki*) von *G. brasilianum* aus der Calamuchita, Córdoba, Argentinien. – Brown morph of a large form of *G. brasilianum* (*stranecki*) from Calamuchita, Córdoba, Argentina. — *d*) Graue Morphe des auffallend kleinen *G. „tucumanum"* aus der Umgebung (trockener Dornbusch) von Salta, Argentinien. – Grey morph of the small taxon *G. „tucumanum"* from near Salta, Argentina (dry, thorny bush).

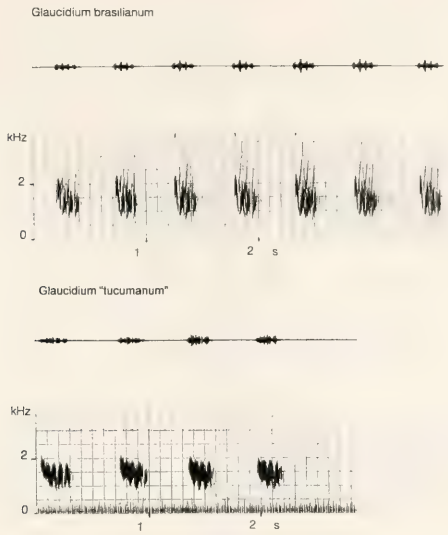


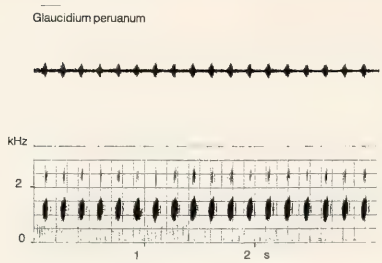
Abb. 21. „Tschirrpen" von *Glaucidium brasilianum* (*a, oben*) und *G. „tucumanum"* (*b*): a) Aus der Sierra de Misiones, Argentinien; *b*) aus dem Dornbusch bei Salta, Argentinien. Beide Aufnahmen. C. König. – „Chirrups" of *Glaucidium brasilianum* (*a, above*) and *G. „tucumanum"* (*b*): *a*) from the Sierra de Misiones, Argentina; *b*) from the thorny bush near Salta, Argentina.

Es dürfte anzunehmen sein, daß die genannten Unterschiede auf verschiedene Subspezies hinweisen [beispielsweise *G. brasilianum stranecki* aus Zentralargentinien (König & Wink 1995)], wenn nicht gar noch mit einer weiteren, bisher unerkannten Art gerechnet werden muß: *Glaucidium tucumanum*. Diese Form wurde von Chapman (1922) als Unterart von *G. brasilianum* beschrieben. Stimmlich konnten bis jetzt allerdings noch keine besonders auffallenden Unterschiede festgestellt werden. Die Folge der Einzellaute im Gesang ist bei *tucumanum* lediglich etwas langsamer und das „Tschirrpen" klingt weicher (Abb. 20d, und 21b). In der Körpergröße sowie in den Habitatansprüchen unterscheidet sich diese Form jedoch deutlich von typischen *brasilianum*-Formen [z. B. aus Misiones (*G. b. brasilianum*) oder aus dem Amazonasgebiet (*G. b. ucayalae*)], so daß tatsächlich an eine selbständige Art gedacht werden kann. Möglicherweise würde dann auch die kleine Form aus dem westlichen Gran Chaco (*Glaucidium brasilianum pallens*) als Subspezies (mit grauen, braunen und roten Morphen) zu *tucumanum* gehören. Auf alle Fälle bedarf diese Problematik dringend einer Klärung.

Vermutlich stellt *Glaucidium brasilianum* eine Superspezies dar, in der nahe verwandte Arten als Allo- (zum Beispiel *ridgwayi* und *nanum*), und Paraspezies (*brasilianum* und *peruanum*) vertreten sind. Gelegentlich mag es auch lokal zu Hybridisierungen unter diesen kommen.

3.1.12. *Glaucidium peruanum* König 1991
(Peru-Sperlingskauz, Peruvian Pygmy Owl, Mochuelo Peruano)

Diese bisher als *Glaucidium brasilianum brasilianum*, teilweise auch als *G. jardinii* angesehene Art, kommt in Westecuador, Westperu und vermutlich auch im nordwestlichsten Chile vor (Araya & Millie H. 1986), wo sie bisher als *G. brasilianum*



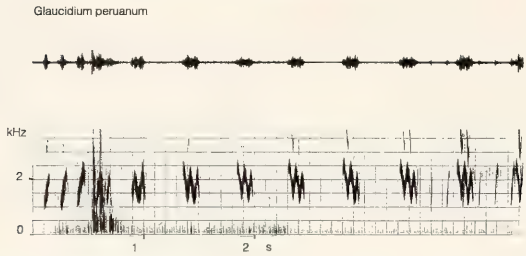


Abb. 22. Ausschnitt aus Gesangsstrophe von *Glaucidium peruanum* (oben) aus Guayas, Ecuador. Aufnahme: N. Krabbe. – Part of a song-strophe of *Glaucidium peruanum* (above) from Guayas, Ecuador.

Abb. 23. 3 Laute vom Ende einer Gesangsstrophe und nachfolgend „Tschirrpen" von *G. peruanum* aus Loja, Ecuador. Aufnahme: N. Krabbe. – 3 final notes of a song-strophe and following „chirrups" of *G. peruanum* from Loja, Ecuador.

angesehen wurde. Sie bewohnt semiarides Buschland und mehr oder weniger trokkene, aufgelockerte Wälder von Meereshöhe bis zu etwa 3500 m (König 1991). Der Gesang ist eine rasche Folge (etwa 6–7 Laute in der Sekunde) von „staccato" geäußerten, „hochgezogenen" Einzellauten (Abb. 22), der sich deutlich von dem des *G. brasilianum* unterscheidet, dessen Verbreitungsgebiet sich möglicherweise im nordwestlichen Ecudaor mit dem von *G. peruanum* überlappen könnte. Das „Tschirrpen" ist ähnlich, aber kürzer und härter (Abb. 23).

In Färbung und Zeichnungsmuster ähnelt *G. peruanum* den Arten *G. brasilianum* und *G. bolivianum* sehr (König 1991). Wie letzterer, hat er eine schmale, ockerfarbene Zone unter dem „Occipitalgesicht", die *G. brasilianum* fehlt. *G. peruanum* kommt in einer grauen, roten und braunen Morphe vor, wobei die Schwanzzeichnung in Färbung und Muster sehr variiert (Abb. 24a, b). Der Oberkopf kann – wie bei *G. brasilianum* – mit hellen Schaftstrichen oder rundlichen Flecken und Punkten gezeichnet sein. Die Kopfzeichnung der amerikanischen Sperlingskäuze ist deshalb – entgegen einer weitverbreiteten Meinung – als Bestimmungsmerkmal ungeeignet!

Glaucidium peruanum ist vermutlich als Paraspezies zu *G. brasilianum* anzusehen. Sie dürfte relativ jung und nahe mit *brasilianum* verwandt sein. Dennoch scheint sich der artliche Isolationsprozeß schon vollzogen zu haben, worauf unter anderem der sehr unterschiedliche Gesang schließen läßt.

3.1.13. *Glaucidium nanum* (King 1827)

(Patagonien-Sperlingskauz, Austral Pygmy Owl, Caburé Patagónico oder Chuncho)

Im Vergleich zu *G. brasilianum* weist *Glaucidium nanum* eine relativ geringe Polymorphie auf (König 1987). Während es bei *brasilianum* Exemplare mit

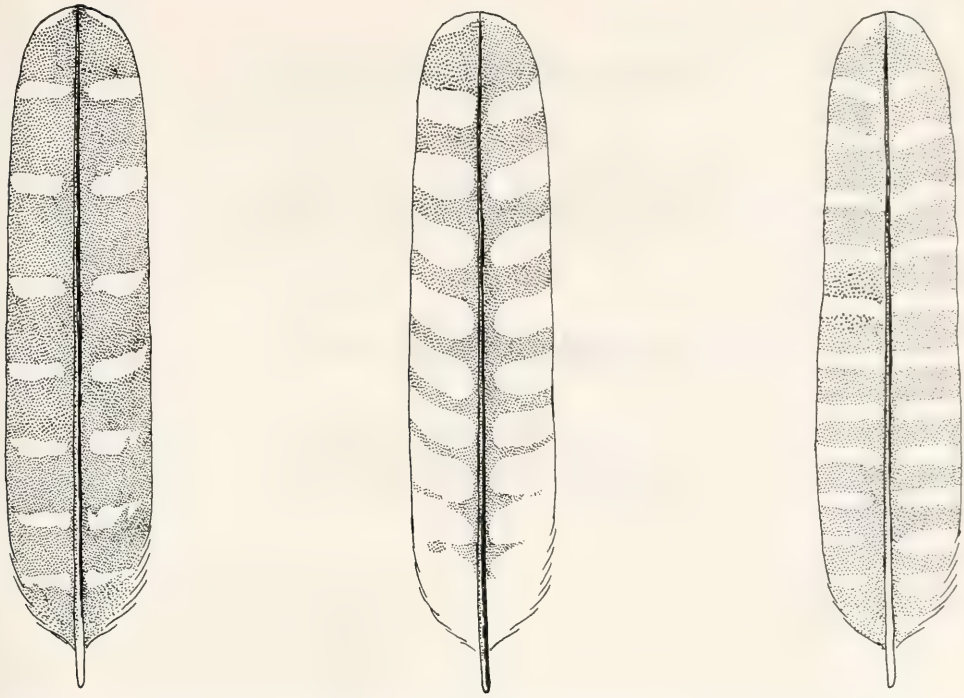
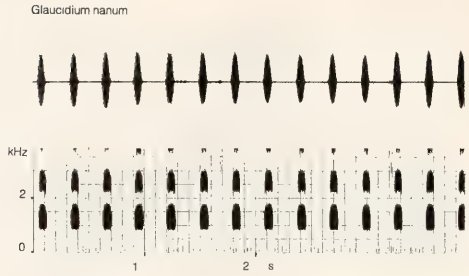


Abb. 24. Mittlere Schwanzfedern von *Glaucidium peruanum*. (*a, links*) Graue Morphe aus Lima, Peru (helle Zeichnungen = weiß, dunkle = schwärzlich graubraun). Skizze: M. Grabert. (*b, mitte*) Rote Morphe vom westlichen Andenhang, Peru (helle Zeichnungen = rostfarben, dunkle = düster rotbraun). Skizze: M. Grabert. – Central tail-feathers of *Glaucidium peruanum*. (*a, left*) Gray morph from Lima, Peru (light markings = white, dark = blackish grey-brown). (*b, middle*) Red morph from western slope of the Andes, Peru (light markings = pale buffy-reddish, dark = dark reddish-brown).

Abb. 25. Mittlere Schwanzfeder von *G. nanum* (rechts) aus Südchile (helle Zeichnungen = blaß rostbraun, dunkle = düster braun). Skizze: M. Grabert. – Central tail-feather of *G. nanum* (right) from southern Chile (light = pale reddish-brown, dark = dark brown).

schwarzbraun und weiß quergebänderten oder -gefleckten, einfarbig rotbraunen sowie in verschiedensten Farbtönungen heller und dunkler braun quergebänderten Schwanzfedern gibt, sind diese bei *G. nanum* fast immer eng dunkelbraun und rötlichbraun quergestreift (Abb. 25).

Das Verbreitungsgebiet von *Glaucidium nanum* ist Patagonien und Feuerland. Es reicht auf der pazifischen Seite nordwärts bis zur Atacama-Wüste, auf der atlantischen bis zu der diagonal durch Südamerika verlaufenden Trockenzone in den argentinischen Provinzen Neuquén und Río Negro. *Glaucidium nanum* bewohnt vor allem die Zone der *Nothofagus*-Wälder, wo er aufgelockerte Bestände bevorzugt (Johnson & Goodall 1967). Die Art ist vermutlich Teilzieher und die Vögel von Feuerland und Südpatagonien ziehen wahrscheinlich im Winter nordwärts, während die Käuze aus Río Negro anscheinend Jahresvögel sind. Die Angabe, Exemplare von *G. nanum* würden im Winter bis Córdoba und Tucumán (Olrog 1979; Narosky & Yzurieta 1987) wandern, muß überprüft werden. Dabei wäre zu klären, ob es sich



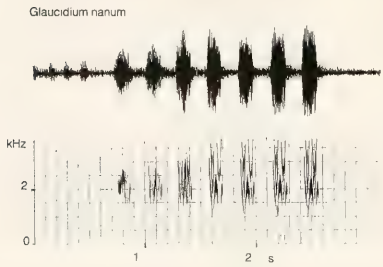


Abb. 26. Ausschnitt aus Gesangsstrophe von *Glaucidium nanum* (oben) aus Santa Cruz, Südargentinien. Aufnahme: C. König. – Part of a song-strophe of *Glaucidium nanum* (above) from Santa Cruz, Argentina.

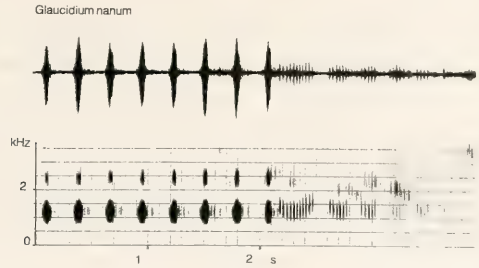
Abb. 27. Normale Folge vom „Tschirrpen" von *G. nanum* aus Santa Cruz, Südargentinien. Aufnahme: C. König. – Sequence of „chirrups" of *G. nanum* from Santa Cruz, South Argentina.

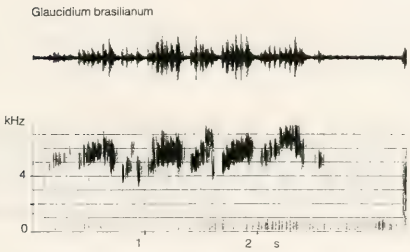
bei den dort festgestellten Stücken nicht möglicherweise um „große" *brasilianum* (*Glaucidium brasilianum stranecki*) gehandelt hat.

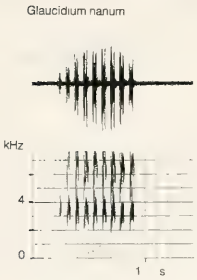
Der Gesang von *Glaucidium nanum* ähnelt dem von *G. brasilianum* sehr, die Lautfolge ist jedoch meist etwas rascher. Die Einzeltöne klingen härter angeschlagen, wodurch der Gesang noch stärker „staccato" wirkt (Abb. 26). Das übrige Lautinventar unterscheidet sich jedoch deutlich von dem von *G. brasilianum*. So klingt beispielsweise das „Tschirrpen" rauher und wird zu einer relativ schnellen Folge gereiht (Abb. 27). Beim „Zeigen" der Bruthöhle äußert das Männchen von *nanum* ein auf- und abschwellendes „Gurren", während *brasilianum* in der gleichen Situation ein durchdringendes, grillenartiges Zirpen hören läßt (Abb. 28–29). Hoch „gickernde", relativ leise Laute der Weibchen beider Arten haben offensichtlich eine Bettelfunktion und dienen wohl auch der Standortsanzeige. Sie sind sehr ähnlich; dennoch sieht man im Sonagramm Unterschiede (Abb. 30a, b). *Glaucidium nanum* ist wohl als Allospezies zu *G. brasilianum* innerhalb der Superspezies *Glaucidium brasilianum* anzusehen.

3.1.14. *Glaucidium siju* (D'Orbigny 1839)
(Cuba-Sperlingskauz, Cuban Pygmy Owl, Sijú)

Das Vorkommen des Cuba-Sperlingskauzes ist auf Cuba und die Insel Pines beschränkt. Er ist dort in buschreichem Gelände und aufgelockerten Wäldern nicht selten. Sein Gesang besteht aus monotonen Pfeiftonreihen, die etwas an den Gesang von *Glaucidium californicum* erinnern, aber mehr die Klangfärbung von *G. gnoma*







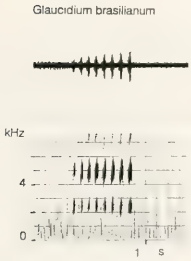
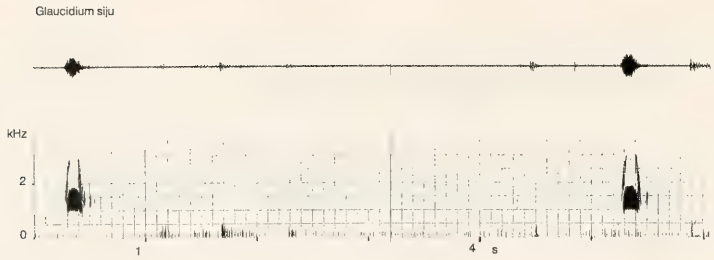


Abb. 28. „Höhlezeigen" von *Glaucidium nanum* (oben): Das Männchen singt aus dem Flugloch und zieht sich dann mit einem „Gurren" in die Höhle zurück. Aufnahme: C. König. – Demonstration of a potential nest-hole by *Glaucidium nanum* (above): The male sings from the entrance and retires into the hole, uttering a series of purring sounds.

Abb. 29. „Höhlezeigen" von *G. brasilianum*: Das Männchen läßt aus dem Flugloch ein durchdringendes, grillenartiges Zirpen hören. Aufnahme: C. König. – Demonstration of a potential nest-hole by *G. brasilianum*: The male utters series of high-pitched, cricket-like sounds from the entrance or from inside the hole.

Abb. 30. „Gickern" (Bettellaute) von weiblichen: *a*) *G. nanum* aus Santa Cruz, Südargentinien; *b, unten*) *G. brasilianum stranecki* aus Río Cuarto, Córdoba, Argentinien. Beide Aufnahmen: C. König. – „Twittering" (calls for food) of female: *a*) *G. nanum* from Santa Cruz, South Argentina; *b, below*) *G. brasilianum* from Río Cuarto, Córdoba, Argentina.



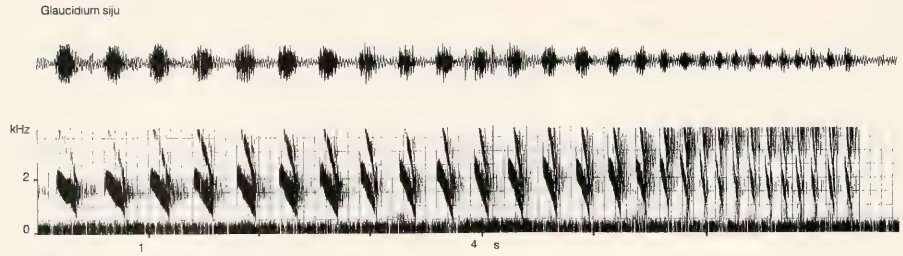


Abb. 31. Ausschnitt aus dem Gesang von *Glaucidium siju* (oben) von Cuba. Aufnahme: D. WALLSCHLÄGER. – Part of song of *Glaucidium siju* from Cuba.

Abb. 32. Ansteigende Rufreihe, die sich bis zu einem Zwitschern steigert, von *G. siju* von Cuba. Aufnahme: D. WALLSCHLÄGER. – Ascending sequence of twittering notes of *G. siju* from Cuba.

haben (Abb. 31). Außerdem hört man von ihm nicht selten ein ansteigendes Zwitschern (Abb. 32).

Er ist zweifellos eine eigenständige Art.

3.2. Ergebnisse der molekularbiologischen Untersuchungen

Von den meisten der unter 3.1. aufgelisteten Arten sowie von den Altweltarten *G. passerinum* und *G. perlatum* (Tab. 1) konnten jeweils mehrere Blut- oder Muskelproben molekularbiologisch untersucht werden. Lediglich von *Glaucidium siju* war bis jetzt überhaupt kein Material zu bekommen. Dasselbe gilt für die mexikanisch-mittelamerikanischen Arten *G. griseiceps, palmarum* und *sanchezi* sowie den ostandinen *parkeri*. Außerdem haben wir bis heute keine sichere Probe von *G. jardinii*. Zum Vergleich wurden die Sequenzen von *Athene noctua* und von Ohreulen der Gattung *Otus* (*O. scops* aus Europa, *O. kennicotti* aus Nordamerika und *O. atricapillus* aus Südamerika) mit in die phylogenetische Analyse eingeschlossen.

3.2.1. Sequenzdaten

Zunächst wurde ein über 1000 Basenpaare Teilstück des Cytochrom b-Gens von allen Arten mittels PCR amplifiziert. Da die Zahl der Basenaustausche zwischen den Taxa hoch ist, wurde aus Kostengründen nur ein 300 Basen langes Teilstück mit Primer B sequenziert (Abb. 33). Bei einer Reihe von Arten standen mehrere Individuen für die Auswertung zur Verfügung. Eine intraspezifische Variation (die auf unterschiedlichen Subspezies beruhen könnte) war entweder nicht vorhanden oder lag unter 1% Basensubstitution, während die Unterschiede zwischen Arten im allge-

```
                                                 1111 1111111111 1111111111 1111111111 1111111222 2222222222 2222222222 2222222222 2222222222 22222
                        1112222 2333444444 4555667777 8889990001 1111122223 3334445556 6667777788 8899999000 0011111122 3333334444 5555566677 7778888888 89999
                     2581470368 9258013467 9036580137 0391251471 3456912580 1470692580 1340236912 5814679023 5912457804 0367892578 1478907901 2480124678 90369
#Gallus              AGCAGGGTGG TGGGGGTTCT CTGTCGAGGG GGTGGTGGAA GATAGTGGGA TGGGGGACGT GGTGATTGTC GAGGCTCGAG AGCTGGATTT GGCATGTTGT GGGAGGGCAT GGGCTGTATA GGGGA
#Athene noctua       ????????T. GCT..TAG.C ....TA.TAC C..A....GT ...GAC..TT GTT..TGG.. C.....G.CT AT.TAG..CT T..CAA.GAG ..GGCA...C .AT.T..T.. T..T.CCG.. A.C.G
#G.perlatum          ???G..T.T. GT...CGG.G ....T..A.. .....G..TT ...GT.A.TG GTT..TGG.. TAC...GACT .G.TAG...T T.....TGAG A.GGC..... ....T..??? ?.???????? ..?.G
#G.passerinum 1      ?????????? ?C.T...G.G T...TA.... AA...G..CT ...GT.A.TG GTT.AT.G.. CA....GACT .G.TAG...T T..C..TG.A ..GG..C... ...GCAA... C..T.CCGA. ...CG
#G.hardyi 1          ???????.T. GCT..TGG.G .CA.T....C .....A..TT ...GT..AT. GTC..TGGA. T....CG.CT .G.TAG...T T.....TGAG ..GG....AG ....T..TG. T.AT.C...G ..C.G
#G.hardyi 2          ???????.T. GCT..TGG.G .CA.T....C .....A..TT ...GT..AT. GTC..TGGA. T....CG.CT .G.TAG...T T.....TGAG ..GG....AG ....T..TG. T.AT.C...G ..C.G
#G."ridgwayi"?       ?????????? ??T..TGG.G ..A.T.G..T ..C..A..TT ....T...TG GTT..TGG.. T.....G.CT .G.TAG...T T.....TGAG ..GG.A.C.G ....T..TG. C..T.C.GG. ..C.G
#G.gnoma 1           ?????????? ??T..TGG.A ....T.G..T ..C.AAA.TT .GC.CC..CG GTT..TGGA. C..A.CGACT .G.CAG...T T..C..TGAG ..GG...C.G ..A.T..TG. T..T.CGGG. ..C.G
#G.californicum 1    ???????GT. G.T..CGG.G ...CT.G..C ..C.AA.ATT .GC.T...CG GTT..TGG.. T.....G.CT .G.TAG...T T..C..TGAG ..GG...C.G ....T..TG. T..T.CGGG. ..C.G
#G.californicum 2    ???????GT. G.T..CGG.G ...CT.G..C ..C.AA.ATT .GC.T...CG GTT..TGG.. T.....G.CT .G.TAG...T T..C..TGAG ..GG...C.G ....T..TG. T..T.CGGG. ..C.G
#G.peruanum 1        ?????..??? ?CT..TGG.G ....T....T ..C..G...T A...C...TG GTT..TGG.. T.....G.CT .G.TAG...T T.....TGAG ..GGC..C.G ....T..TG. C..T.C.GG. ..C.G
#G.peruanum 2        ?????..CTA GCT..TGG.G ....T....T ..C..G...T A...T...TG GTT..TGG.. T.....G.CT .G.TAG...T T.....CGAG ..GGC..C.G ....T..TGC T..T.C???? ..C.G
#G.bolivianum 1      ???..AT.T. GCT..TGG.G ..A.T....C ..C..A..TT ...GT..ATG ATC..TGGA. T.....G.CT .G.TAG.A.T T.....CGAG ..GGC..C.A ....T..TG. T..T.C.GG. ..C.G
#G.bolivianum 3      ??????T.T. GCT..TGG.G ..A.T....C ..C..A..TT ...GT..ATG ATC..TGGA. T.....G.CT .G.TAG.A.T T..C..CGAG ..GGC..C.A ....T..TG. T..T.C.GG. ..C.G
#G.bolivianum 4      ??????T.T. GCT..TGG.G ..A.T....C ..C..A..TT ...GT..ATG ATC..TGGA. T.....G.CT .G.TAG.A.T T..C..CGAG ..GGC..C.A ....T..TG. T..T.C.GG. ..C.G
#G."tucumanum"       GTGG..TCTA GCT..TGG.G ..A.T....T ..C..A..TT ...GT..ATG ATC..TGGA. T.....G.CT .G....G... ..G.....G. ....G..C.G ....T..T.. T..T.C.G.. ..C.G
#G.brasilianum 3     ??GG...CTA GCT..TGG.G ..A.T....T ..C..G...T A...T...TG GTT..TGG.. T.....G.CT .G.TAG...T T.....TGAG ..GG.A.C.G ....T..TG. C..T.C.G.. ..C.G
#G.brasilianum 5     ??GG...CTA GCT..TGG.G ..A.T....T ..C..G...T A...T...TG GTT..TGG.. T.....G.CT .G.TAG...T T.....TGAG ..GG.A.C.G ....T..TG. C..T.C.G.. ..C.G
#G.brasilianum 6     ??GG...CTA GCT..TGG.G ..A.T....T ..C..G...T A...T...TG GTT..TGG.. T.....G.CT .G.TAG...T T.....TGAG ..GG.A.C.G ....T..TG. C..T.C.G.. ..C.G
#G.brasilianum 4     ???????CTA GCT..TGG.G ..A.T....T ..C..G...T A...T...TG GTT..TGG.. T.....G.CT .G.TAG...T T.....TGAG ..GG.A.C.G ....T..TG. C..T.C.G.. ..C.G
#G.brasilianum S1    GTGG..TCTA GCT..TGG.G ..A.T....T ..C..G...T A...T...TG GTT..TGG.. T.....G.CT .G.TAA...T T.....TGAG ..GG.A.C.G ....T..TG. C..T.C.GG. ..C.G
#G.brasilianum S2    GTGG..TCTA GCT..TGG.G ..A.T....T ..C..G...T A...T...TG GTT..TGG.. T.....G.CT .G.TAA...T T.....TGAG ..GG.A.C.G ....T..TG. C..T.C.GG. ..C.G
#G.brasilianum S3    GTGG..TCTA GCT..TGG.G ..A.T....T ..C..G...T A...T...TG GTT..TGG.. T.....G.CT .G.TAA...T T.....TGAG ..GG.A.C.G ....T..TG. C..T.C.GG. ..C.G
#G.nanum 1           GTGG..TCTA GCT..TGG.G ..A.T....T ..C..A..CT ....T...C. GTT..T.G.. T....CG.CT .G.TAG.A.T T.....TGAG ..GG...C.G ....T..TG. T..T.C.GG. ..C.G
#G.nanum 2           GTGG..TCTA GCT..TGG.G ..A.T....T ..C..A..CT ....T...C. GTT..T.G.. T....CG.CT .G.TAG.A.T T.....TGAG ..GG...C.G ....T..TG. T..T.C.GG. ..C.G
#G.minutissimum      ???????.T. G.T..C.G.G ....T....C .....A..TT ...G.....G ..T?..GG.. T..A....CT .G.TAG...T CT....TGA. ..GG.A.C.G AT..CA.TG. T..T.C.GG. .T..G
#G.spec.             .TG...T?T. GCT..CGG.G ....T.G..T ..C..A..TT ....T...TG GTT..CGG.. T..A..G.CT .G.TAG...T T..C..TGAG ..GG...C.G ....TA.T.. T..T.CCGG. ..T.G
#O.atricapillus 3    ???GAAT.A. GTT....ATA ..A.T..T.. ..G......T ...G....AG ..CAA.GGTG T..A...A.T .G.TA....C TT....T.AG ..TG.AGG.G .T..T..T.. T.AT.C.G.. ..C??
#O.kennicotti        ?????????. G.C.A..G.A ....T..... ........TT ...G....A. ..TAA.GGTG T...G..A.T .G.AA....T TT....T.AA A.TG...G.G .T..T..T.. C..T.CGGC. ..T.G
#Otus scops 3        .TT...T.T. ATTTA..G.A ..A.T..... .AG......T .......... ..T.AAGT.C T......A.T .TAT.....T ......TGAA .ATGC..G.G .A..T..TG. TA.TGC.GG. ..T.G
```

Abb. 33. Nukleotidsequenzen (nur variable Positionen) des Cytochrom b-Gens amerikanischer Sperlingskäuze. – Nucleotide sequences (onyl variable positions) of the Cytochrome b gene of American Pygmy Owls. – *Zeichenerklärung*: ... = Basen identisch mit denjenigen von *Gallus gallus*; ?? = Basen konnten nicht bestimmt werden; Darstellung als H-Strang. – *Explications*: ... = Bases identical with *Gallus gallus*; ?? = bases could not be determined; displayed as H-strand.

Tab. 3. Distanzmatrix: Paarweiser Vergleich der Basenaustausche zwischen zwei Taxa. Oberhalb Basenaustausche. – Distance-matrix: Comparsion by pairs of the nucleotide substitutions gonal: absolute number of nucleotide substitutions.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 *Athene noctua*	–	0.130	0.168	0.137	0.137	0.128	0.150	0.144	0.144	0.124	0.121	0.130
2 *G. perlatum*	34	–	0.092	0.076	0.076	0.066	0.110	0.087	0.087	0.065	0.071	0.082
3 *G. passerinum*	46	25	–	0.153	0.153	0.132	0.164	0.149	0.149	0.128	0.130	0.149
4 *G. hardyi* 1	38	21	44	–	0.000	0.063	0.105	0.092	0.092	0.076	0.073	0.051
5 *G. hardyi* 2	38	21	44	0	–	0.063	0.105	0.092	0.092	0.076	0.073	0.051
6 *G. „ridgwayi"(?)*	35	18	38	18	18	–	0.070	0.045	0.045	0.028	0.035	0.045
7 *G. gnoma*	41	30	47	30	30	20	–	0.052	0.052	0.077	0.081	0.094
8 *G. californicum* 1	40	24	43	27	27	13	15	–	0.000	0.062	0.066	0.075
9 *G. californicum* 2	40	24	43	27	27	13	15	0	–	0.062	0.066	0.075
10 *G. peruanum* 1	34	18	37	22	22	8	22	18	18	–	0.014	0.058
11 *G. peruanum* 2	33	20	37	21	21	10	23	19	19	4	–	0.058
12 *G. bolivianum* 1	36	23	43	15	15	13	27	22	22	17	17	–
13 *G. bolivianum* 2	35	22	42	16	16	14	26	21	21	17	17	1
14 *G. bolivianum* 4	35	22	42	16	16	14	26	21	21	17	17	1
15 *G. „tucumanum"*	47	35	51	28	28	24	37	36	36	28	26	23
16 *G. brasilianum* 3	35	22	37	21	21	5	25	21	21	5	6	21
17 *G. brasilianum* 5	35	22	37	21	21	5	25	21	21	5	6	21
18 *G. brasilianum* 6	35	22	37	21	21	5	25	21	21	5	6	21
19 *G. brasilianum* 4	35	21	37	21	21	5	25	21	21	5	6	18
20 *G. brasilianum* S1	37	22	38	23	23	5	25	21	21	6	8	20
21 *G. brasilianum* S2	37	22	38	23	23	5	25	21	21	6	8	20
22 *G. brasilianum* S3	37	22	38	23	23	5	25	21	21	6	8	20
23 *G. nanum* S1	39	25	39	19	19	9	21	19	19	13	13	18
24 *G. nanum* S2	39	25	39	19	19	9	21	19	19	13	13	18
25 *G. minutissimum (?)*	45	30	44	33	33	24	36	29	29	28	31	29
26 *G.* spec.	36	21	35	25	25	11	20	14	14	16	16	21
27 *Otus scops*	56	42	53	48	48	39	49	48	48	39	43	45

meinen mehr als 2% Basenaustausche betragen. Nach dem derzeitigen Stand der Untersuchungen können aber bereits Basenunterschiede von mehr als 1,5% auf Artcharakter hinweisen. In Tab. 3 ist die absolute Anzahl sowie der prozentuale Anteil der Basenaustausche im paarweisen Vergleich der untersuchten Taxa dargestellt.

3.2.2. Basenzusammensetzung und Substitutionsmuster

Während in der 1. Position alle vier Basen mit nahezu gleicher Häufigkeit (23–26%) auftreten, erfolgt in der 3. Position eine auffällige Diskriminierung, in dem Thymin und Guanin stark unterrepräsentiert sind, während Cytosin weitaus häufiger auftritt als statistisch zu erwarten wäre (Tab. 4). Die 2. Position dagegen ist Guanin-arm und Thymin-reich. Vergleichbare Trends wurden für mitochondrielle Gene bei Vögeln und Säugern festgestellt (Irwin et alii 1991; Kocher et alii 1989; Edwards et alii 1991; Kornegay et alii 1993).

Betrachtet man die Mittelwerte und zugehörigen Standardabweichungen (Tab. 4), so liegt die Standardabweichung für die 2. Position am niedrigsten, da Variationen in dieser Position fast immer zu Änderungen der Aminosäuresequenz führen. Erwartungsgemäß ist die Standardabweichung der 3. Position (an der 3. Position können alle 4 Basen stehen, ohne daß sich die entsprechende Aminosäure ändert; der genetische Code wird deshalb als „degeneriert" bezeichnet) am höchsten.

Innerhalb der DNA-Sequenzen des kompletten Datensatzes (Abb. 33) treten 125 variable Positionen auf (bezogen auf 300 Basenpaare = 41,7%). Davon sind 85 Posi-

der Diagonale: Angabe in % (1 = 100%); unterhalb der Diagonale: absolute Anzahl der between two taxa. Above the diagonal display: indications in % (1 = 100%); below the dia-

13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
0.126	0.126	0.170	0.126	0.126	0.126	0.126	0.134	0.134	0.134	0.141	0.141	0.163	0.130	0.202
0.079	0.079	0.124	0.078	0.078	0.078	0.076	0.078	0.078	0.078	0.089	0.089	0.109	0.075	0.149
0.146	0.146	0.177	0.128	0.128	0.128	0.128	0.132	0.132	0.132	0.135	0.135	0.153	0.122	0.184
0.055	0.055	0.096	0.072	0.072	0.072	0.072	0.079	0.079	0.079	0.065	0.065	0.113	0.086	0.164
0.055	0.055	0.096	0.072	0.072	0.072	0.072	0.079	0.079	0.079	0.065	0.065	0.113	0.086	0.164
0.049	0.049	0.084	0.017	0.017	0.017	0.017	0.017	0.017	0.017	0.031	0.031	0.084	0.038	0.136
0.091	0.091	0.129	0.087	0.087	0.087	0.087	0.087	0.087	0.087	0.073	0.073	0.126	0.070	0.171
0.072	0.072	0.123	0.072	0.072	0.072	0.072	0.072	0.072	0.072	0.065	0.065	0.100	0.048	0.164
0.072	0.072	0.123	0.072	0.072	0.072	0.072	0.072	0.072	0.072	0.065	0.065	0.100	0.048	0.164
0.059	0.059	0.096	0.017	0.017	0.017	0.017	0.021	0.021	0.021	0.045	0.045	0.098	0.055	0.134
0.059	0.059	0.089	0.021	0.021	0.021	0.021	0.027	0.027	0.027	0.045	0.045	0.108	0.055	0.148
0.003	0.003	0.077	0.071	0.071	0.071	0.061	0.067	0.067	0.067	0.061	0.061	0.100	0.071	0.152
–	0.000	0.075	0.068	0.068	0.068	0.065	0.065	0.065	0.065	0.058	0.058	0.103	0.065	0.153
0	–	0.075	0.068	0.068	0.068	0.065	0.065	0.065	0.065	0.058	0.058	0.103	0.065	0.153
22	22	–	0.087	0.087	0.087	0.085	0.087	0.087	0.087	0.090	0.090	0.141	0.107	0.180
20	20	26	–	0.000	0.000	0.000	0.010	0.010	0.010	0.040	0.040	0.103	0.064	0.154
20	20	26	0	–	0.000	0.000	0.010	0.010	0.010	0.040	0.040	0.103	0.064	0.154
20	20	26	0	0	–	0.000	0.010	0.010	0.010	0.040	0.040	0.103	0.064	0.154
19	19	25	0	0	0	–	0.007	0.007	0.007	0.038	0.038	0.103	0.058	0.147
19	19	26	3	3	3	2	–	0.000	0.000	0.037	0.037	0.103	0.064	0.150
19	19	26	3	3	3	2	0	–	0.000	0.037	0.037	0.103	0.064	0.150
19	19	26	3	3	3	2	0	0	–	0.037	0.037	0.103	0.064	0.150
17	17	27	12	12	12	11	11	11	11	–	0.000	0.107	0.064	0.150
17	17	27	12	12	12	11	11	11	11	0	–	0.107	0.064	0.150
30	30	41	30	30	30	30	30	30	30	31	31	–	0.083	0.141
19	19	32	19	19	19	17	19	19	19	19	19	24	–	0.151
45	45	54	46	46	46	43	45	45	45	45	45	41	45	–

tionen phylogenetisch informativ. Erwartungsgemäß treten die 70–80% der Variationen in der jeweils dritten Kodon-Position auf, die meist zu keinen Änderungen in der Aminosäuresequenz des Proteins führen. Solche Mutationen unterliegen nicht dem Selektionsdruck und werden als „neutral" bezeichnet. Aber gerade deshalb sind sie für phylogenetische Vergleiche, die sich auf Zusammenhänge zwischen näher verwandten Taxa beziehen, so informativ. Bei weit entfernten Taxa kann es zu multiplen Mutationen in der 3. Position kommen, die zu Homoplasien führen.

Das Verhältnis von Transitionen (Austausch der Purinbasen A durch G oder der Pyrimidinbasen T durch C und vice versa) zu Transversionen (Austausch A zu T oder G zu C und umgekehrt) liegt bei 6,85 ± 6,14 (x ± s.d.). Ein Überwiegen von Transitionen wird beim Cytochrom b-Gen regelmäßig beobachtet (KORNEGAY et alii 1993), wenn die Arten noch nicht allzu lange voneinander getrennt sind.

Tab. 4. Häufigkeit der 4 Nucleotidbasen in den einzelnen Kodonpositionen. – Frequency of the 4 nucleotid-bases in the singular codon-positions.

	1. Kondonposition				2. Kondonposition				3. Kondonposition			
	T1	A1	G1	C1	T2	A2	G2	C2	T3	A3	G3	C3
x	24.5	23.2	26.0	26.2	35.4	21.3	18.3	25.1	6.0	29.7	6.5	57.8
s.d.	1.18	1.36	1.10	1.19	0.57	0.18	0.18	0.58	2.32	2.63	2.12	2.91

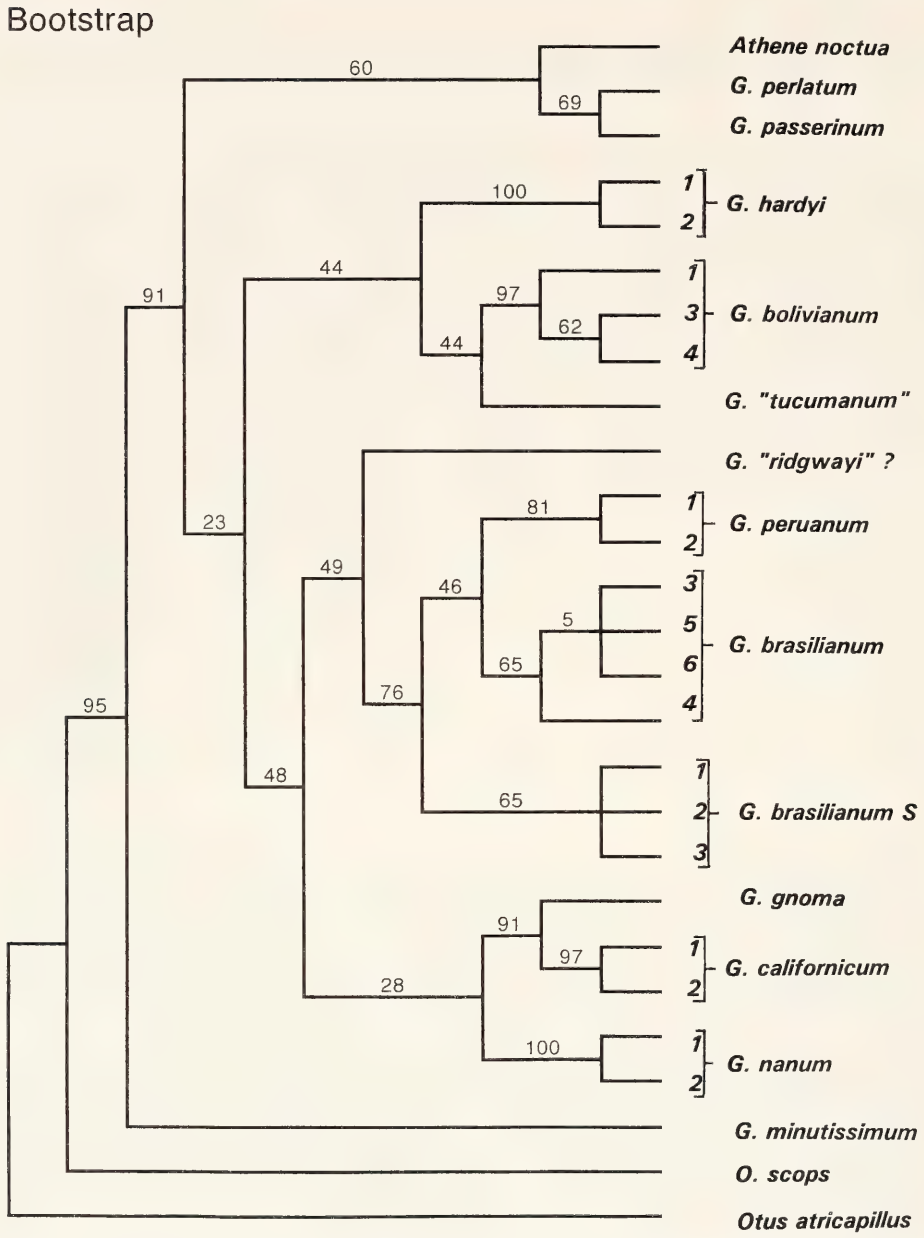


Abb. 34. Rekonstruktion der Phylogenie amerikanischer Sperlingskäuze mittels „Maximum Parsimony". Darstellung als Kladogramm. Zahlen oberhalb der Verzweigungen geben die Bootstrapwerte an. Der Bootstrap-Konsensusbaum (150 Replikationen) 297 Schritte lang (maximale Länge 531, minimal 179 Schritte) (CI = 0,603, CI = 0,665). *Otus atricapillus* wurde als weit entfernte Außengruppe vorgegeben. – Reconstruction of the phylogeny of American Pygmy Owls by „Maximum Parsimony". Display as a cladogram. Bootstrap-numbers above bifurcations. The bootstrap consensus-tree (150 replications) is 297 steps long (maximum 531, minimum 179 steps) (CI = 0.603, CI = 0.665). *Otus atricapillus* is used as an outgroup taxon.

3.2.3. Stammbaum-Rekonstruktion

Über den Algorithmus „random trees" in PAUP-Programm wurden 1000 Zufallsbäume erstellt. Ihre Verteilung ist nicht symmetrisch sondern linksschief. Der g1-Wert von – 0.833 weist darauf hin, daß der Datensatz ein signifikantes ($p<0,05$) phylogenetisches Signal enthält (HILLIS & HUELSENBECK 1992).

Die Sequenzdaten wurden über das Parsimonieverfahren und durch die Distanzmethode (Neighbour-Joining) ausgewertet. In Abb. 34 ist ein „Bootstrap-Konsensusbaum" als Kladogramm dargestellt. Die Zahlen an den Ästen geben „Bootstrap"-Wahrscheinlichkeiten wieder, die zeigen, welche statistische Sicherheit den einzelnen Knoten zukommt. Abb. 35 zeigt dagegen ein Phylogramm, das über das Neighbour-Joining-Verfahren berechnet wurde. Aus den in Abb. 34 und 35 gezeigten Rekonstruktionen der *Glaucidium*-Phylogenie sind mehrere Verwandtschaftsgruppen klar ersichtlich:

3.2.3.1. *G. brasilianum*-Komplex

Von *G. brasilianum* standen 8 Tiere zur Auswertung zur Verfügung. Morphologisch konnten graue, braune und rote Gefiedermorphen mit sehr unterschiedlicher Schwanzzeichnung unterschieden werden. Auf molekularer Ebene hatten 4 Vögel einen einheitlichen Genotyp, von dem sich 3 Vögel aus Córdoba (Argentinien), die sich auch morphologisch differenzieren lassen, ziemlich deutlich (0,7–1% Unterschiede) unterscheiden. Dagegen läßt sich ein Vogel aus dem Amazonasgebiet (*Glaucidium brasilianum ucayalae*) molekularbiologisch nicht von Käuzen aus NO-Argentinien (Nominatform?) unterscheiden. Die zentralargentinischen Käuze dürften somit der schon relativ „weit entfernten" Unterart *stranecki* (KÖNIG & WINK 1995) angehören (Abb. 34, 35).

Ein Sperlingskauz aus Salta in Nordargentinien, der bisher als kleine, graue Morphe von *G. brasilianum* angesprochen wurde (1922 von CHAPMAN als *G. brasilianum tucumanum* beschrieben), fällt aus dem Rahmen. Phylogenetisch clustert dieser Vogel anscheinend mit der *G. bolivianum*/*G. hardyi*-Gruppe. Die Basenunterschiede (8,7% zu *G. brasilianum*) sprechen eindeutig für Artstatus (als Species *G. tucumanum*), was auch auf Grund ökologischer und morphologischer Befunde schon angenommen wurde. Da jedoch kein weiteres Vergleichsmaterial aus dieser Region vorliegt, muß der Fall zunächst unter Vorbehalt betrachtet werden, vor allem im Hinblick auf seine Zuordnung zu einem Spezies-Komplex.

Die Sequenzen der beiden *G. peruanum*-Vögel waren identisch. *G. peruanum* trat in allen Stammbaumrekonstruktionen als Schwestergruppe zu *G. brasilianum* auf, die sich deshalb von einem gemeinsamen Vorfahren ableiten müssen. *G. peruanum* hat sicher Artstatus, worauf unter anderem der von *G. brasilianum* deutlich verschiedene Gesang hinweist. Da dieses Taxon jedoch offensichtlich relativ „jung" ist, sind die Basenunterschiede zu *G. brasilianum* noch nicht besonders groß (um 2%). Man kann diese Verhältnisse mit jenen bei Schrei- (*Aquila pomarina*) und Schelladler (*Aquila clanga*) vergleichen (Basenunterschiede 1,8%, SEIBOLD 1994). Beide werden allgemein zwar als nahe verwandt, spezifisch aber dennoch als verschieden angesehen. Aufgrund der Sequenzunterschiede von durchschnittlich 2% zwischen *Glaucidium brasilianum* und *G. peruanum*, sollte eine Abtrennung vor weniger als 1 Million Jahre erfolgt sein. Nach SHIELDS & WILSON (1987) entsprechen 2% Basenaustausche im mitochondriellen Genom einer zeitlichen Trennung von maximal 1 Mil-

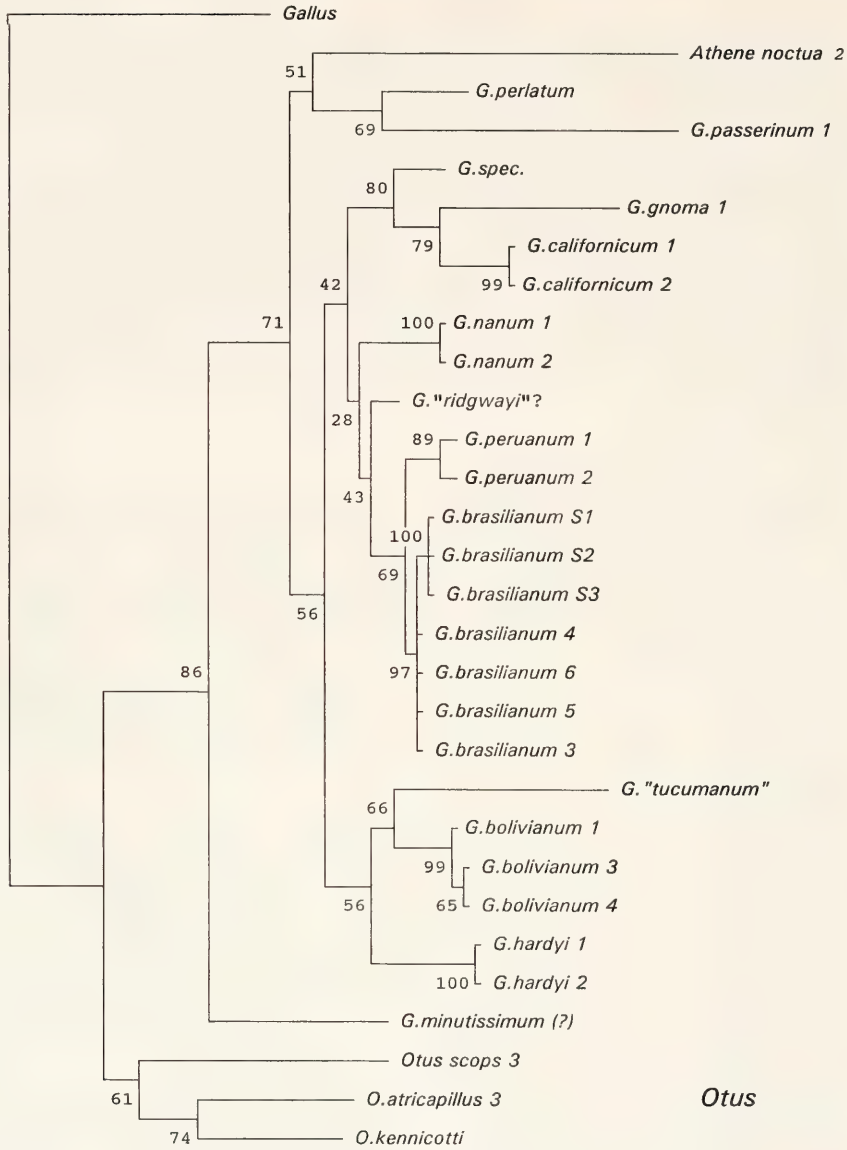


Abb. 35. Rekonstruktion der Phylogenie amerikanischer Sperlingskäuze mittels „Neighbour-Joining". Distanzalgorithmus: Kimura 2-Parameter Modell. Darstellung als Phylogramm. Die Länge der Äste ist proportional der Anzahl an Basensaustauschen. Die Werte an den Verzweigungen sind Bootstrap-Werte aus 300 Replikationen und geben statistische Anhaltspunkte für ihr Stabilität an. – Reconstruction of the phylogeny of American Pygmy Owls by „Neighbour-Joining". Distance-algorithm: Kimura 2-parameter model. Illustration as a phylogram. The length of the branches is proportional to the number of nucleotide substitutions. The numbers at the bifurcations are bootstrap-numbers out of 300 replications, giving statistical measures for their stability.

lion Jahren. Aber die „Molekulare Uhr" ist sicher vom Generationsstatus einer Art (schneller bei Arten, die mehrere Generationen/Jahr hervorbringen als bei Arten, die erst in späteren Lebensjahren fortpflanzungsfähig werden und nur wenige Nachkommen haben) und den untersuchten Genen abhängig. Verläßliche Daten sind nur zu erhalten, wenn Fossilfunde zur „Eichung" zur Verfügung stehen. Da dies für *Glaucidium* nicht der Fall ist, können unsere zeitlichen Interpretationen nur unter Vorbehalt erfolgen.

Obwohl die Absicherung über Bootstrapwerte von 49 und 43% nur niedrig ist, wurde aufgrund der vorliegenden Gewebeprobe ein *Glaucidium* aus Mexico in allen Stammbaumrekonstruktionen zum *G. brasilianum*-Komplex gestellt (Abb. 34, 35). Es ist jedoch äußerst unsicher, von welcher Art diese Gewebeproben stammte, die uns das Museum of Zoology der Louisiana State University zur Verfügung gestellt hat. Wir nehmen an, es könnte sich nur um *Glaucidium ridgwayi* gehandelt haben, dessen Artstatus dadurch belegt wäre. Die Probe (LSUMZ 19252) war uns als von *Glaucidium minutissimum* stammend mit der Herkunft „Mexico" benannt worden. Leider konnten wir bisher keinen Balg zu der untersuchten Probe sehen. Wir glauben jedoch nicht, daß die Probe von einem Vogel aus dem *griseiceps*-Komplex stammt, sondern sehr wahrscheinlich von *Glaucidium „ridgwayi"*.

Der molekulare Status von *griseiceps* kann leider noch nicht angegeben werden, weil uns von dieser Art DNA-Material fehlt. Wir vermuten, daß er mit den Taxa *palmarum und sanchezi* einen Komplex bildet, zu dem vielleicht noch *G. parkeri* gehört. Von all diesen Arten, inklusive *G. minutissimum*, wären Blut- oder Gewebeproben von größter Wichtigkeit, um den taxonomischen und systematischen Status dieser Formen eindeutig zu klären!

Von *G. nanum* standen uns 2 Tiere zur Verfügung, deren DNA-Sequenzen identisch sind. In der NJ-Analyse („Neighbour-Joining") zweigt diese Art an der Basis des *G. brasilianum*-Komplexes ab, während sie im MP-Baum im *G. californicum*-Komplex zu liegen kommt. Da beide Abzweigungen durch einen sehr niedrigen Bootstrapwert charakterisiert sind, können diese Zuordnungen nicht als gesichert angesehen werden. Andererseits steht *G. nanum* den Taxa *G. ridgwayi* und *G. brasilianum* mit 3,1% und 3,7–4,0 Nukleotidsubstitutionen näher als jede andere *Glaucidium*-Art, so daß das Bild des NJ-Baums plausibler erscheint.

3.2.3.2. *G. californicum*-Komplex

Von *G. californicum* standen Blutproben von 2 Tieren zur Verfügung, die uns Herr Rolf Krahe aus British Columbia, Kanada, zur Verfügung stellte. Die DNA-Sequenzen dieser beiden Vögel sind identisch. *G. gnoma* wurde bei allen Rekonstruktionen als sichere Schwesterart erkannt (Abb. 34, 35), die durch 5,2% Nukleotidsubstitutionen (= ca. 2,5 Millionen Divergenzzeit) getrennt ist. In diese Gruppe fällt auch *G.* spec. aus den westlichen Anden von Ecuador (Abb. 35). Leider konnte das betreffende Stück, von dem die Probe genommen wurde, nicht angesehen werden, da es sich nur um tiefgefrorenes Gewebematerial handelt, das uns das Museum of Zoology an der Louisiana State University, Baton Rouge, zur Verfügung gestellt hatte. Von dort war es als von *Glaucidium minutissimum* stammend bezeichnet worden. Aufgrund des Fundortes und des Lebensraumes schlossen wir, daß es sich eigentlich nur um *G. jardinii* handeln könne, weil *minutissimum* dort nicht vorkommt. Um *G. hardyi*, den man bisher als *G. minutissimum* ansah, handelt

es sich auch nicht, da diese Art anscheinend nur im Tiefland des Amazonasgebietes zu Hause ist. Möglicherweise stammt die Probe aber auch von einer bisher unbekannten Art, die man bisher für *G. jardinii* gehalten hat. Die molekularen Verhältnisse sprechen auf alle Fälle für eine nähere Verwandtschaft mit *Glaucidium gnoma*. Es wäre dann vielleicht denkbar, daß zu dieser unbekannten Art jene Käuze gehören könnten, deren Gesänge aus regelmäßigen „Couplets" bestehen (Abb. 6) und die vielleicht von Panama bis in die Westkordillere Kolumbiens verbreitet sind. Diese Art würde dann zum *californicum/gnoma*-Komplex gehören. Wir vermuten außerdem, daß molekularbiologische Studien sowohl den Artstatus von *Glaucidium hoskinsii*, als auch dessen Zugehörigkeit zu dem *californicum/gnoma*-Artenkreis bestätigen dürften.

3.2.3.3. *G. bolivianum-/hardyi*-Komplex

Für *G. bolivianum* standen Proben von drei Tieren zur Verfügung. Alle weisen nahezu gleiche Sequenzen (innerartliche Variation = 0,3%) auf. Die NJ- und MP-Bootstrapanalyse clustert *G. hardyi*, von dem 2 identische Sequenzen vorliegen, immer in diese Gruppe, jedoch immer mit relativ niedrigen Bootstrapwerten. Die unter *G. brasilianum* diskutierte Probe von *G. tucumanum*, fällt möglicherweise in den *G. bolivianum*-Komplex und repräsentiert vielleicht eine valide Art, *G. tucumanum* (siehe 3.2.3.1.); *G. bolivianum* und *G. tucumanum* stammen aus derselben geographischen Region (Provinz Salta, Argentinien).

3.2.3.4. *G. minutissimum*

Howell & Robbins (1995) ordnen *minutissimum, hardyi, palmarum, sanchezi, griseiceps* und *parkeri* alle dem *G. minutissimum*-Komplex zu. Wenn dies zutreffen sollte, so müßte man auch *bolivianum* dazurechnen, weil dieser mit *hardyi* sehr nahe verwandt ist. Wir haben – zumindest nach dem gegenwärtigen Wissensstand – Zweifel, daß *hardyi* und *bolivianum* in diese Gruppierung gehören. Nach dem vorliegenden Material könnte *G. minutissimum* möglicherweise in eine eigene Gruppierung fallen, die außerhalb der neu- und altweltlichen Sperlingskäuze liegt (Abb. 34–35). Dies erscheint uns aber wenig wahrscheinlich. Wegen der hohen genetischen Entfernung von *G. minutissimum* zu anderen Sperlingskäuzen Amerikas (Tab. 3) muß dieses Ergebnis mit Vorsicht gewertet werden. Es stand bisher nur ein getrocknetes Stück Muskulatur von einem als *G. minutissimum* indentifizierten Verkehrsopfer aus Ostbrasilien zur Verfügung, welches uns J. Vielliard zugesandt hatte. Die Sequenz von weiteren Tieren wäre hier für eine Absicherung unabdingbar.

3.2.3.5. Altweltliche Sperlingskäuze

Die altweltlichen Arten *G. passerinum* und *G. perlatum*, die sich an der Basis des *Glaucidium*-Baumes abzweigen, stehen den neuweltlichen Vertretern verwandtschaftlich nicht sehr nahe und bilden eine Nachbargruppe zu den Neuweltarten. Sie sind seit möglicherweise ca. 3–6 (*G. perlatum*) oder 6–8 (*G. passerinum*) Millionen Jahren von den Neuwelt-Sperlingskäuzen getrennt (Wilson et alii 1987). Mit Sicherheit kann jedoch eine enge Verwandtschaft zwischen *G. passerinum* und *G. californicum* ausgeschlossen werden. Vieles spricht dafür, daß die neuweltlichen Sperlingskäuze generisch von den altweltlichen sehr deutlich getrennt und somit einer neuen

Gattung zugeordnet werden müßten. Dasselbe gilt im Hinblick auf die Gattung *Otus*. Die Bootstrap-Darstellung (Abb. 34) deutet bereits darauf hin.

Der altweltliche Steinkauz (*Athene noctua*), der morphologisch einem großen Sperlingskauz ähnelt, clustert in den meisten Stammbaumrekonstruktionen mit den altweltlichen Sperlingskäuzen (13,0 bis 16,8% Sequenzunterschiede). Zweifellos steht die Gattung *Athene* den altweltlichen Sperlingskäuzen relativ nahe. Möglicherweise besteht jedoch eine nähere Verwandtschaft der Gattung *Athene* zu einigen afrikanischen und asiatischen, „bänderköpfigen" (ohne „Occipitalgesicht") Glaucidien (zum Beispiel *Glaucidium capense, G. cuculoides*), welche sich von den „flecken- und streifenköpfigen" (immer mit „Occipitalgesicht"!) deutlich unterscheiden (SCHERZINGER 1978). Eine molekularbiologische Bestätigung dieser Vermutung steht jedoch noch aus.

Die Zwergohreulen der Gattung *Otus*, die in die Stammbaumrekonstruktionen mit eingeschlossen wurden, fallen als eigenständige Gruppe erwartungsgemäß außerhalb des Sperlingskauz-Komplexes (Abb. 34–35).

4. Vergleich der molekularen, bioakustischen, biologischen und biogeographischen Merkmale

Die durchgeführten Untersuchungen bestätigen den Artcharakter der meisten unter 3.1. aufgeführten Formen. Die Bioakustik ist somit tatsächlich eine wesentliche Entscheidungshilfe für den Taxonomen, sofern ihm Stimmenmaterial zur Verfügung steht. Molekularbiologische Untersuchungen sind wichtige Ergänzungen in der taxonomischen Forschung, vor allem auch im Hinblick auf die systematisch-phylogenetische Einordnung der einzelnen Formen. Sie bestätigen hier unter anderem eindeutig, daß Lautäußerungen wohl die wichtigsten Isolationsmechanismen zwischen den verschiedenen Eulenarten sind (MARSHALL 1967; MARSHALL et alii 1991). Dabei ist zu beachten, daß Unähnlichkeit von Stimmen vermutlich stets auf artliche Verschiedenheit hinweist, während ähnliche Gesänge nicht unbedingt Konspezifität oder zumindest nähere Verwandtschaft bedeuten müssen. Das gilt vor allem im Hinblick auf Arten, die wegen unterschiedlicher Verbreitung normalerweise nie Kontakt zueinander haben (Allospezies!). Als typische Beispiele wären hier zu nennen: *Glaucidium minutissimum* und *Glaucidium hardyi* sowie *Glaucidium brasilianum* und *G. nanum*.

Im ersteren Falle sind die Gesänge grundverschieden, und beide Arten sind tatsächlich nicht näher miteinander verwandt. Im anderen Falle (*brasilianum* und *nanum*) zeigen die Gesänge im Aufbau eine große Ähnlichkeit, wenn auch die übrigen Lautäußerungen unterschiedlich sind. Es handelt sich nach dem jetzigen Wissensstand klar um 2 selbständige Arten (um 4% Basenunterschiede!), die voneinander durch die baumlose Pampa sowie durch die diagonal durch das südliche Südamerika verlaufende Trockenzone getrennt sind (Allospezies). Somit können sie sich ähnliche Gesänge „leisten", weil beide Spezies bislang kaum miteinander Kontakt hatten. Durch das Anpflanzen von Gehölzen in der Pampa, wodurch innerhalb der letzten 100 Jahre kleine Wäldchen entstanden, könnte es zu einem Überlappen der Verbreitung beider Arten kommen, wenn sich beispielsweise *G. nanum* nordwärts ausbreiten sollte.

Die große Ähnlichkeit im Aussehen und Gesang beim mexikanischen *Glaucidium sanchezi* und dem ostbrasilianischen *Glaucidium minutissimum* dürfte dann ebenfalls kein Zeichen von näherer Verwandtschaft, sondern mehr zufällig sein.

Die Gesänge von *Glaucidium jardinii* aus dem südlichen Ecuador unterscheiden sich deutlich von denen des *G. bolivianum* aus Nordperu. Dagegen variieren sie innerartlich zwischen Käuzen aus Venezuela und Ecuador (*jardinii*) sowie zwischen solchen aus Nordperu und Nordargentinien (*bolivianum*) nur ganz geringfügig. Im Hinblick auf die gesanglichen Äußerungen könnte man beide als verwandt betrachten (Paraspezies?), deren Verbreitungsgebiete aneinandergrenzen, so daß gebietsweise mit interspezifischen Kontakten zu rechnen wäre. Sollte jedoch die molekularbiologisch untersuchte Gewebeprobe eines Kauzes aus Mindo, Pichincha (Ecuador) (*Glaucidium* spec.) wirklich von *G. jardinii* stammen, so dürfte diese Art der *californicum/gnoma*-Gruppe (Basenunterschiede um 5–6%) näherstehen und somit sicher nicht mit *Glaucidium bolivianum* und *Glaucidium hardyi* in den gleichen Artenkreis gehören (Basenunterschiede 7,1 und 8,6%). Alle drei Arten sind Baumkronenbewohner, wobei zwei diesen Lebensraum in Berg- und Nebelwäldern der Anden, die dritte jenen im amazonischen Tiefland besetzt. Über den mysteriösen „Coupletsänger" (*G. gnoma*?) aus Westkolumbien ist zum jetzigen Zeitpunkt nur zu sagen, daß er mit Sicherheit kein *G. jardinii* ist, jedoch offensichtlich ähnliche Lebensräume bewohnt, was auch im Hinblick auf *G. gnoma* und *G. parkeri* der Fall ist.

Problematisch bleibt die Taxonomie der „kleinen" Form aus der Provinz Salta (*Glaucidium tucumanum*), die sich molekularbiologisch recht stark von den übrigen *brasilianum* unterscheidet (8,7% Basenunterschiede) und mehr Tendenzen zur *bolivianum/hardyi*-Gruppe zeigt. Hier muß an Hand von mehr Material überprüft werden, ob diese in Trockenwäldern und Dornbusch lebende Form tatsächlich eine klar definierbare Art darstellt. Stimmlich konnten bisher keine besonders auffälligen Unterschiede festgestellt werden. Die Folge der Einzellaute in einer Gesangsstrophe ist lediglich etwas langsamer als bei typischen *brasilianum* aus Misiones (Argentinien). Das „Tschirrpen" klingt weicher und melodischer als bei jenen. Alle in dieser Region (Dornbusch in der Umgebung der nordargentinischen Stadt Salta sowie bei El Tala an der Provinzgrenze Salta/Tucumán) beobachteten Käuze gehörten der grauen Morphe an und waren auffallend klein. Auch das bei El Tala, Salta, gesammelte Exemplar, von dem die Proben stammen, sieht so aus. Sollte es hier tatsächlich eine bisher übersehene Art geben, so müßte sich diese vor allem in der Größe sowie hinsichtlich ihrer ökologischen Ansprüche von *brasilianum* unterscheiden. Dann wäre natürlich daran zu denken, daß die Käuze aus dem anschließenden, trockenen Chaco auch zu dieser Art gehören könnten. Sie werden bis jetzt als *Glaucidium brasilianum pallens* angesehen. Weitere Untersuchungen im Gelände, verbunden mit einem intensiven Studium der Lautäußerungen, sind hier – neben der Sammlung von mehr molekularbiologisch verwertbarem Material – besonders wichtig.

Die artliche Abspaltung der verschiedenen Spezies in der „*brasilianum*-Gruppe" von einer gemeinsamen Urahnenart dürfte im allgemeinen noch relativ jung sein, worauf die DNA-Verhältnisse hinweisen. Molekular (maternelles Gen) sowie stimmlich gehören die auffallend großen, zentralargentinischen Käuze (Provinz Córdoba) als besondere Unterart zu *Glaucidium brasilianum* (König & Wink 1995) und keinesfalls, wie vielfach vermutet, zu *G. nanum* (Jimenez & Jaksic 1985). Auf alle Fälle muß die Problematik um die Taxonomie der „*brasilianum*-Gruppe" weiter untersucht werden.

Nach den molekularbiologischen Befunden steht *G. peruanum* der Art *brasilianum* zwar sehr nahe (Paraspezies); die stimmlichen Äußerungen sprechen jedoch dafür, daß eine spezifische Abtrennung bereits länger erfolgt ist.

Die Aufspaltung von Urahnenarten der genannten „Artenkreise" erfolgte vermutlich im Pleistozän. In dieser Zeit kam es mehrfach zu tiefgreifenden Klimaänderungen, welche die Verbreitung der Wälder mehrfach veränderten. Beim klimatisch bedingten Rückgang der Wälder gab es für die auf größere Baumbestände angewiesenen Eulen weiträumige Verbreitungslücken. Dadurch wurden Populationen einer solchen Urahnenart längere Zeit isoliert, so daß kein Genaustausch mehr möglich war: Neue Arten entstanden. Als sich die Wälder wieder ausbreiteten und die Populationen wieder aufeinandertrafen, waren sie spezifisch voneinander schon so weit entfernt, daß eine durchgehende Vermischung – wegen inzwischen entstandener, interspezifischer Schranken – nicht mehr möglich war. Innerhalb der als *Glaucidium brasilianum* angesehenen „Sammelart" scheinen jedoch derzeit Prozesse abzulaufen, welche auf eine weitere Aufspaltung hinweisen, die aber noch nicht abgeschlossen ist, weil die notwendigen Isolationsmechanismen anscheinend noch nicht funktionsgerecht entwickelt sind, wie beispielsweise die großen Käuze (*Glaucidium brasilianum stranecki*) aus Córdoba (Zentralargentinien) vermuten lassen.

Nachtrag

Nach Drucklegung des Manuskripts erhielten wir von Dr. J. Fjeldså (Kopenhagen) Blutproben eines „echten" *G. jardinii* aus dem Mongus-Gebirge (Ecuador). In den Stammbäumen fällt dieser Vogel eindeutig in den *G. bolivianum/hardyi*-Komplex. Die Basenunterschiede zu *G. brasilianum* betragen rund 8%, zu *bolivianum* rund 7%. Der Vogel aus Mindo (W.-Ecuador) ist somit kein *jardinii*, sondern fällt in die *californicum/gnoma*-Gruppe, wo er als Taxon vermutlich noch unbeschrieben ist.

5. Danksagung

Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft sowie Aerolíneas Argentinas für die Unterstützung dieser Untersuchungen. Außerdem haben wir folgenden Institutionen zu danken, daß sie Material zur Verfügung gestellt haben: Museo Argentino de Ciencias Naturales „Bernardino Rivadavia" in Buenos Aires, Argentinien; Museo de La Plata in La Plata, Argentinien; Instituto Miguel Lillo in Tucumán, Argentinien; Museo de Historia Natural de la Universidad de San Marcos in Lima, Peru; Museum of Zoology of Louisiana State University in Baton Rouge, U.S.A.; Florida State Museum of Natural History in Gainesville, U.S.A.; British Library of Wildlife Sounds (BLOWS) in London, England; British Museum (Natural History Museum) in Tring, England; Cornell Laboratory of Ornithology in Ithaca, U.S.A.; National Museum of Natural History in Washington, U.S.A.; Zoologisk Museum in Kopenhagen, Dänemark; Naturhistorisches Museum in Wien, Österreich; Museum Alexander Koenig in Bonn; Senckenberg-Museum in Frankfurt a.M.; Museum für Naturkunde in Berlin; Zoologische Staatssammlung in München und Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. Der Administración de Parques Nacionales in Argentinien, der Dirección Nacional de Fauna Silvestre in Buenos Aires und weiteren Naturschutzbehörden in Argentinien sowie dem Bundesamt für Naturschutz in Bonn danken wir für das Erteilen der erforderlichen Genehmigungen.

Ganz besonders gebührt unser Dank verschiedenen Einzelpersonen, die bei der Arbeit im Gelände mitgeholfen, oder Tonaufnahmen und Blutproben zur Verfügung gestellt haben. Hier sind vor allem zu nennen: Dr. Robert Behrstock (Houston, U.S.A.), Richard Buob (Stuttgart), Gunnar Hoy (Salta, Argentinien), Dr. Jon Fjelds (Kopenhagen, Dänemark), Reinhard Foerster (Iguazú, Argentinien), Dr. Manfredo Fritz (Salta, Argentinien), Mar-

CELO JANNES (Calafate, Argentinien), CARL-GÜNTHER KÖNIG (Ludwigsburg), Dr. NIELS KRABBE (Quito, Ecuador), ROLF KRAHE (Smithers, Kanada), JUAN & IRMGARD KUEHL (Salta, Argentinien), Dr. JOE T. MARSHALL (Washington), ROBERTO STRANECK (Buenos Aires, Argentinien), Professor Dr. JACQUES VIELLIARD (Campinas, Brasilien) und Professor Dr. D. WALLSCHLÄGER (Berlin). Frau ROTRAUD HARLING und Herrn HANS LUMPE (Stuttgart) danken wir für fotografische sowie Herrn MARKUS GRABERT (Stuttgart) für graphische Arbeiten. Ein ganz besonderer Dank gilt Frau INGRID KÖNIG (Ludwigsburg) für ihren nimmermüden Einsatz für Arbeiten im Gelände sowie bei der Auswertung des umfangreichen, bioakustischen Materials.

6. Literatur

AMADON, D. & J. BULL (1988): Hawks and owls of the world. An annotated list of species. – Proc. western Fond. Vertrebr. Zool. **3**(4): 269–273; Los Angeles.

ARAYA, M. B. & G. MILLIE H. (1986): Guía de Campo de las Aves de Chile. – 386 pp.; Santiago de Chile.

ARCTANDER, P. (1988): Comparative studies of avian DNA by restriction fragment length polymorphism analysis. – J. Ornith. **129**: 205–216; Berlin.

BOCK, W. & J. FARRAND (1980): The number of species and genera of recent birds: A contribution to comparative systematics. – Am. Mus. Novit. No. 2703: 1–29; New York.

BONAPARTE, C. L. (1855): Les principales espèces nouvelles d'oiseaux en Ecosse et Angleterre. – C. r. Acad. Sci. Paris **41**: 654; Paris. [Originalbeschreibung von *Phalaenopsis jardinii*.]

CHAPMAN, F. M. (1922): New South American birds (*Glaucidium brasilianum tucumanum* a new subspecies). – Am. Mus. Novit. No. 31: 5–6; New York.

COOPER, A., C. MOURER-CHAUVIRE, G. K. CHAMBERS, A. VON HAESELER, A. C. WILSON & S. PÄÄBO (1992): Independent origins of New Zealand moas and kiwis. – Proc. natl. Acad. Sci., USA, **89**: 8741–8744; Washington.

CRACRAFT, J. (1983): Species concepts and speciation analysis. – Curr. Ornithol. **34**: 159–187; New York.

DESJARDINS, P. & R. MORAIS (1990): Sequence and gene organisation of chicken mitochondrial genome. – J. molec. Biol. **212**: 599–634; New York.

ECK, S. & H. BUSSE (1981): Eulen. Die rezenten und fossilen Formen. Aves, Strigidae. – Neue Brehm Bücherei Nr. 469: 195 pp.; Wittenberg-Lutherstadt.

ERLICH, H. A. (1989): PCR technology. – New York (Macmillan Press).

EDWARDS, S. V., P. ARCTANDER & A. C. WILSON (1991): Mitochondrial resolution of a deep branch in the genealogical tree for perching birds. – Proc. R. Soc. Lond. (B) **243**: 99–107; London.

FJELDS, J. & N. KRABBE (1990): Birds of the High Andes. – 892 pp.; Copenhagen.

HAFFER, J. (1974): Avian speciation in tropical South America. – Publs Nuttall orn. Club **14**: 1–390; Cambridge, Mass.

– (1987): Über Superspezies bei Vögeln. – Annln naturhist. Mus. Wien (B) **88/89**: 147–166 (1986); Wien.

– (1988): Ornithologists and species concepts. – Proc. Int. 100. DO-G-Meeting, Current Topics Avian Biol.: 57–60; Bonn.

– (1990): Geoscientific aspects of allopatric speciation. – *In:* PETERS, G. & R. HUTTERER (eds.): Vertebrates in the tropics. – 45–60 pp.; Bonn.

HARDY, J. W., B. B. COFFEY & G. B. REYNARD (1989): Voices of New Worls Owls. – Ara Records, Nr. 16; Gainesville, Fla. [Tonkassette.]

HEKSTRA, G. P. (1982): „I don't give a hoot . . .". A revision of the American Screech Owls (*Otus*, Strigidae). – Diss. Univ. Amsterdam, 131 pp.; Amsterdam.

HELBIG, A. J., M. SALOMON, M. WINK & J. BRIED (1993): Absence of mitochondrial gene flow between European and Iberian „chiffchaffs" (Aves: *Phylloscopus collybita collybita, P.* (*c.*) *brehmii*). The taxonomic consequences. Results drawn from PCR and DNA sequencing. – C. r. Acad. Sci. Paris (Sér. 3) **316**: 205–210; Paris.

HILLIS, D. M. & J. P. HUELSENBECK (1992): Signal, noise, and reliability in molecular phylogentic analyses. – J. Hered. 83: 189–195; Cary.

HILLIS, D. M. & C. MORITZ (1990): Molecular systematics. – 588 pp.; Sunderland, Mass. (Sinauer Press).

HOELZEL, A. R. (1992): Molecular genetic analysis of populations. – 315 pp.; Oxford.

HOWELL, S. N. G. & M. B. ROBBINS (1995): Species limits of the Least Pygmy Owl (*Glaucidium minutissimum*) complex. – Wilson Bull. **107** (1): 7–25; Lawrence, Kansas.

HUECK, K. (1966): Die Wälder Südamerikas. Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. – 422 p.; Stuttgart.

INNIS, M., D. GELFAND, D. SNINSKY & T. WHITE (1990): PCR-protocols. – 482 pp.; New York (Acad. Press).

IRWIN, D. M., T. D. KOCHER, A. C. WILSON (1991): Evolution of the cytochrome b gene in mammals. – J. mol. Evol. **32**: 128–144; New York.

JIMENEZ, J. E. & F. M. JAKSIC (1989): Biology of the Austral Pygmy Owl. – Wilson Bull. **101** (3): 377–389; Lawrence, Kansas.

JOHNSON, A. W. & J. D. GOODALL (1967): The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia and Peru. – **2**, 448 pp.; Buenos Aires.

KELSO, L. (1937): A Costa Rican race of Jardine's Pygmy Owl. – Auk **54**: 304; Washington.

KIPP, F. (1959): Der Handflügel-Index als flugbiologisches Maß. – Vogelwarte **20**: 77–86; Berlin.

KOCHER, T. D., W. K. THOMAS, A. MEYER, S. V. EDWARDS, S. PÄÄBO, F. X. VILLABLANCA & A. C. WILSON (1989): Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. – Proc. natl. Acad. Sci. **86**: 6196–6200; Washington.

KÖNIG, C. (1968): Lautäußerungen von Rauhfußkauz (*Aegolius funereus*) und Sperlingskauz (*Glaucidium passerinum*). – Vogelwelt (Beih.) **1**: 115–138; Berlin & München.

– (1969): Sechsjährige Untersuchungen an einer Population des Rauhfußkauzes, *Aegolius funereus* (L.). – J. Ornith. **110** (2): 133–147; Berlin.

– (1987): Zur Kenntnis des Patagonien-Sperlingskauzes *Glaucidium nanum* (King 1827). – Cour. Forsch. Inst. Senckenberg **97**: 127–139; Frankfurt a.M.

– (1991): Zur Taxonomie und Ökologie der Sperlingskäuze (*Glaucidium* spp.) des Andenraumes. – Ökol. Vögel **13** (1): 15–76; Ludwigsburg.

– (1994a): Biological patterns in owl taxonomy, with emphasis on biocoustical studies on Neotropical Pygmy (*Glaucidium*) and Screech Owls (*Otus*). – *In*: MEYBURG, B. & R. CHANCELLOR (eds.): „Raptor Conservation Today". – WWGBP/The Pica Press: 1–19; East Sussex.

– (1994b): Lautäußerungen als interspezifische Isolationsmechanismen bei Eulen der Gattung *Otus* (Aves: Strigidae) aus dem südlichen Südamerika. – Stuttg. Beitr. Naturk. (Ser. A) Nr. 511: 1–35; Stuttgart.

KÖNIG, C. & R. STRANECK (1989): Eine neue Eule (Aves: Strigidae) aus Nordargentinien. – Stuttg. Beitr. Naturk. (Ser. A) Nr. 428: 1–20; Stuttgart.

KÖNIG, C. & M. WINK (1995): Eine neue Unterart des Brasil-Sperlingskauzes aus Zentralargentinien: *Glaucidium brasilianum stranecki* n. ssp. – J. Ornith. **136** (4): 461–465; Berlin.

KORNEGAY, J. R., T. H. KOCHER, L. A. WILLIAMS & A. C. WILSON (1993): Pathways of lysozyme evolution inferred from the sequences of cytochrome b in birds. – J. mol. Evol. **37**: 367–379; New York.

KUMAR, S., K. TAMURA & M. NEI (1993): MEGA – Molecular Evolutionary Genetics Analysis. Version 1.0. – Pennsylvania State University, 130 pp.

MARSHALL, J. T. (1967): Parallel variation in North and Middle American Screech Owls. Monogr. western Found. Vertebr. Zool. **1**: 1–72; Los Angeles.

MARSHALL, J. T., R. BEHRSTOCK & C. KÖNIG (1991): [Kommentar zu den Kassetten] Voices of the New Worlds Nightjars and their allies (Caprimulgiformes); voices of New World Owls (Strigiformes). – Wilson Bull. **103** (2): 311–314; Lawrence, Kansas.

MAYR, E. (1940): Speciation phenomena in birds. – Am. Nat. **74**: 249–278; Lancaster, Pa.

– (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. – 370 pp.; Hamburg (Parey).

MCKITTRICK, M. C. & R. M. ZINK (1988): Species concepts in Ornithology. – Condor, **90**: 1–14; Lawrence, Kansas.

NAROSKY, T. & D. YZURIETA (1987): Guía para la identificacion de las Aves de Argentina y Uruguay. – 345 pp.; Buenos Aires.

OLROG, C. C. (1979): Nueva lista de la avifauna argentina. – Op. lilloana **27**: 1–324; Tucumán.

PHELPS, W. H. & H. W. PHELPS, JR. (1958): Lista de las Aves de Venezuela con su distribución. No passeriformes. – Boln Soc. venez. Cienc. nat. **19** (90) 427 pp.; Caracas.

RICHMAN, A. D. & T. PRICE (1992): Evolution of ecological differences in the Old World leaf warblers. – Nature, **355**: 817–821; London.

RIDGWAY, R. (1873): (Genus *Glaucidium*). – Proc. Boston Soc. nat. Hist., **16**: 91–106; Boston.

RIDLEY, M. (1993): Evolution. – 670 pp.; Blackwell, Cambridge & Oxford.

ROBBINS, M. B. & S. N. G. HOWELL (1995): A new species of Pygmy Owl (Strigidae: *Glaucidium*) from the eastern Andes. – Wilson Bull. **107** (1): 1–6; Lawrence, Kansas.

SAMBROOK, J., E. F. FRITSCH & T. MANIATIS (1989): Molecular cloning. A laboratory manual. – 2nd ed., 2000 pp., CSHL; New York (Cold Spring Habour).

SCHERZINGER, W. (1978): Vergleich der Stimmeninventare von fünf Arten der Gattung *Glaucidium*. – J. Ornith. **119** (4): 475; Berlin.

– (1990): Vergleichende Betrachtung der Lautrepertoire innerhalb der Gattung *Athene* (Strigiformes). – Proc. Int. 100. DO-G-Meeting, Current Topics Avian Biol. (1988): 89–96; Bonn.

SEIBOLD, I. (1994): Untersuchungen zur molekularen Phylogenie der Greifvögel anhand von DNA-Sequenzen des mitochondriellen Cytochrom b-Gens. – Diss. Heidelberg, 228 pp.; Konstanz.

SEIBOLD, I., A. J. HELBIG & M. WINK (1993): Molecular systematics of falcons (family Falconidae). – Naturwissenschaften **80**: 87–90; Heidelberg.

SHARPE, R. B. (1875a): Contribution to a history of Accipitres. The Genus *Glaucidium*. – Ibis **17**: 35–59; London.

– (1875b): Catalogue of the Striges, or Nocturnal Birds of prey, in the collection of the British Museum (Natural History). – 326 pp.; London.

SHIELDS, G. F., & A. C. WILSON (1987): Calibration of mitochondrial DNA evolution in geese. – J. mol. Evol. **24**: 212–217; New York.

SIBLEY, C. G. & J. E. AHLQUIST (1990): Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution. – 976 pp.; New Haven, Conn. (Yale Univ. Press).

SICK, H. (1985): Ornitologia Brasileira. Uma introdução. – **1**, 813 pp.; Brasília.

STEWART, C.-B. (1993): The powers and pitfalls of parsimony. – Nature **361**: 603–607; London.

SWOFFORD, D. L. (1993): PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony. – Version 3.1.1.; Illinois.

VIELLIARD, J. (1989): Uma nova espécie de *Glaucidium* (Aves, Strigidae) da Amazônia. – Revta bras. Zool., **6** (4): 685–693; Brasília.

WILSON, A. C., H. OCHMAN, & E. M. PRAGER (1987): Molecular time scale for evolution. – Trends Genetics **3**: 241–247; Oxford.

WINK, M., P. HEIDRICH, U. KAHL, H. H. WITT & D. RISTOW (1993): Inter- and intraspecific variation of the nucleotide sequence for cytochrome b in Cory's Shearwater (*Calonectris diomedea*), Manx Shearwater (*Puffinus puffinus*) and Fulmar (*Fulmarus glacialis*). – Z. Naturf. (J. Bioscience) **48c**: 504–508; Tübingen.

WINK, M., P. HEIDRICH & D. RISTOW (1993): Genetic evidence for speciation of the Manx Shearwater (*Puffinus puffinus*) and the Mediterranean Shearwater (*P. yelkouan*). – Vogelwelt **114**: 226–232; Berlin & München.

WINK, M., U. KAHL & P. HEIDRICH (1994): Lassen sich Silber-, Weißkopf- und Heringsmöwe (*Larus argentatus, L. cachinnans* und *L. fuscus*) molekulargenetisch unterscheiden? – J. Ornith. **135**: 73–80; Berlin.

WINK, M., & H. WEHRLE (Hrsg.) (1994): PCR im medizinischen und biologischen Labor. – 295 pp.; Darmstadt (GIT-Verlag).

WOLTERS, H. E. (1975–1982): Die Vogelarten der Erde. – 745 pp.; Hamburg & Berlin.

Anschriften (und bearbeitete Themen) der Verfasser:

Dipl.-Biol. PETRA HEIDRICH und Prof. Dr. MICHAEL WINK (Molekularbiologie, DNA-Sequenzierung, molekulare Phylogenie und Systematik), Institut für Pharmazeutische Biologie der Universität, Im Neuenheimer Feld 364, D-69120 Heidelberg;
Dr. CLAUS KÖNIG (Bioakustik, Taxonomie, Ökologie, Zoogeographie), Staatliches Museum für Naturkunde (Museum Schloss Rosenstein), Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QH
5
S932
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 535	10 S.	Stuttgart, 30. 11. 1995

Review of the genus *Scarelus* Waterhouse from Sumatra and Malaysia (Coleoptera: Lycidae)

SMITHSONIAN
AUG 13 1996
LIBRARIES

By Ladislav Bocák, Olomouc

With 11 figures

Summary

The present paper deals with newly collected *Scarelus* species from Sumatra and Malaysia, 8 species are treated, 4 of them are new to science (*Scarelus brastagiensis* **sp. n.**, *S. riedeli* **sp. n.**, *S. sanguineus* **sp. n.**, and *S. schawalleri* **sp. n.**). The other known species from Malaysia and Sumatra are redescribed, a further species from the Philippines is added. The male genitalia and other morphological characters are illustrated.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit neu gesammelten *Scarelus*-Arten aus Sumatra und Malaysia. 8 Arten werden behandelt, 4 davon neu beschrieben (*Scarelus brastagiensis* **sp. n.**, *S. riedeli* **sp. n.**, *S. sanguineus* **sp. n.** und *S. schawalleri* **sp. n.**). Die anderen Arten aus Malaysia und Sumatra werden wiederbeschrieben, eine weitere Art von den Philippinen wird angefügt. Männliche Kopulationsorgane und andere morphologische Merkmale sind abgebildet.

Contents

1. Introduction . . . 2
2. Genus *Scarelus* Waterhouse, 1878 . . . 2
   2.1. Redescription of the genus . . . 2
   2.2. Geographical distribution . . . 4
   2.3. Relationships to other genera . . . 5
3. Species list . . . 5
   3.1. *Scarelus brastagiensis* **sp. n.** . . . 5
   3.2. *Scarelus sanguineus* **sp. n.** . . . 6
   3.3. *Scarelus sumatrensis* Pic, 1912 . . . 6
   3.4. *Scarelus corporaali* Kasantsev, 1992 . . . 7
   3.5. *Scarelus umbrosus* Kleine, 1932 . . . 8
   3.6. *Scarelus schawalleri* **sp. n.** . . . 8
   3.7. *Scarelus riedeli* **sp. n.** . . . 9
   3.8. *Scarelus orbatus* Waterhouse, 1878 . . . 9
   3.9. *Scarelus crudus* Kleine, 1926 . . . 9
4. Identification key of Malayan and Sumatran species of the genus *Scarelus* . . . 10
5. References . . . 10

1. Introduction

The genus *Scarelus* (WATERHOUSE 1878) is a well defined genus and it contains at present 15 species occurring in Burma, on the Malay Peninsula, Sunda Islands and the Philippines. The representatives of the genus *Scarelus* are small slender species with pronotum divided by one longitudinal carina only and elytra with two (Fig. 1) or three longitudinal costae. Compared with other representatives of the family Lycidae the congeners have very long antennae, at least reaching the apex of elytra but often much longer.

The following contribution has been accomplished on the basis of material collected on Sumatra and in Malaysia in recent years. This group is seldom represented in collections and most species are only known from types or from very limited series.

The genus *Scarelus* was recently treated by KASANTSEV (1992). He described *Scarelus corporaali* from Sumatra, synonymized two *Scarelus* species described by PIC and designated lectotypes for all of PIC's species deposited in the Museum of Natural History in Paris. Unfortunately he did not give any redescription and these species are known only from very short and unsatisfactory descriptions of PIC (1911a, 1911b, 1912, 1942). The male genitalia without any other characters do not enable the sure identification in all cases. Only future study of types will enable sure identification of all species described by PIC.

Abbreviations employed for the depositories of material are listed below:

SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde (Stuttgart);
ZIW = Zoological Institute PAN (Warszawa);
LMB = Collection of author.

Acknowledgments

I am very grateful to Dr. W. SCHAWALLER (Stuttgart) and Dr. S. A. SLIPINSKI (Warszawa) for loans of material in their charge.

2. Genus *Scarelus* Waterhouse, 1878

2.1. Redescription of the genus

Small, slender species, uniformly testaceous, black or with variable extension of lighter humeral part of elytra and dark apex of elytra.

Head small, free, shortly pubescent, surface slightly shiny, with fine structure, frons convex, eyes small, antennal tubercles inconspicuous, divided by a shallow depression, antennal cavities very close to each other, separated only by a narrow cranial bridge. Mouthparts heading downwards, maxillae, labium and both palpi extremely tiny. Mandibles stout, internal margin of mandibles without any teeth. Mouth cave of round shape, at the point of the mandible attachment slightly emarginate and reaching to the margin of the eyes. Labium and maxillae clearly visible without dissecting, tiny. Labium reaching from the gular margin of the mouth opening to 1/3 of the opening's diameter, maxillae reaching to 1/2. Labial palpi 2-segmented, maxillary palpi 4-segmented, both palpi stoutest at apical segments. Labrum projecting forwards, triangular. Antennae long, reaching over elytral apex by 0.5 to 5 antennal segments, covered with dense recumbent pubescence, mostly slightly com-

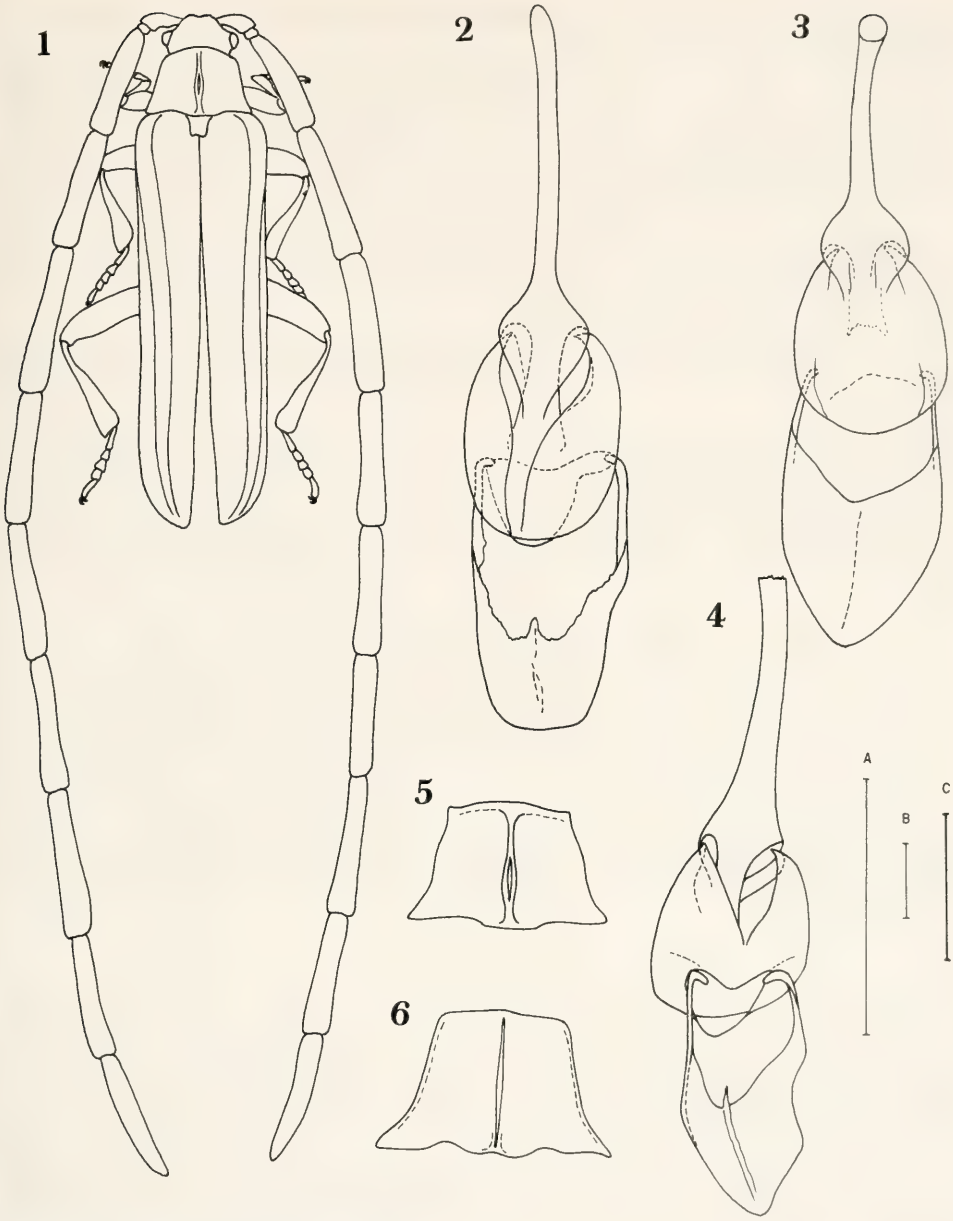


Fig. 1. *Scarelus crudus*, general view.
Figs 2–4. *Scarelus* spp., male genitalia. – 2. *S. brastagiensis* sp. n.; – 3. *S. riedeli* sp. n.; – 4. *S. sanguineus* sp. n.
Figs 5–6. *Scarelus* spp., pronotum. – 5. *S. sanguineus* sp. n.; – 6. *S. brastagiensis* sp. n. – Scales: 0.5 mm; A: Figs 2–4, – B: Fig. 1, – C: Figs 5–6.

pressed, only *S. schawalleri* sp. n. with antennae not compressed, degree of compression of antennal segments correlates with total length of antennae. First antennal segment pear-shaped, broadly cut at apex, segment 2 very short, transversal, only very scarcely pubescent, segments 3–10 nearly uniform in length and shape, slender,

apical segment the longest one, narrowed to the apex, pointed. Mandibles stout, quite long, slightly curved, shining.

Pronotum trapezoidal, flat, the posterior margin wider than the frontal one, the disc with one longitudinal carina with very deep and narrow depression in the middle (Figs 5–6). Frontal margin slightly rounded, lateral margins convex, posterior angles acutely projecting. Posterior margins nearly straight. Scutellum flat, trapezoidal, shiny, scarcely pubescent, usually emarginate at apex.

Elytra flat, with two or three longitudinal costae, first one less conspicuous or nearly missing. Costae connected by transversal costae, elytra densely pubescent. Bottom part of elytral margin black in whole length in all studied species. Legs slender, compressed, densely pubescent.

Two types of male genitalia are present. The first has the aedeagus long and widened in basal part (Figs 2–4, 7–8), the second has the aedeagus shortened and pointed (Figs 9–11).

Remark: Costae on elytra are often a conservative character within Lycidae. In the case of *Scarelus* a remarkable variability in building of elytral costae has been found. There were 4 costae present in the ancestor of *Scarelus* according to present knowledge. Generally three costae (homologous with costae 1, 2 and 4 in primitive condition) are present but the first one can be in fact missing and only discontinuities of transversal costae show the place where the costa probably was in the course of evolution (*Scarelus schawalleri, S. crudus*, probably also *S. bicostatus* which I have not seen). In many cases the first costa is present in humeral half of elytron but very inconspicuous in apical one and in all known species the first costa is much weaker than costa 2 and 4. Costa 3 is detectable in humeral portion of elytra; it is fused with costa 4 which is much stouter in humeral part. In the specimen of *Scarelus umbrosus* even independent existence of rudiment of costa 3 was found. Four costae are present, in *Paratelius* Kasantsev, 1992 and similarly as in congruency with *Scarelus* species costa 1 and 3 is much weaker than costa 2 and 4 and the first mentioned ones are nearly undetectable in apical part of elytra (specimen from Kalimantan, coll. author).

2.2. Geographical distribution

The bulk of the *Scarelus* species are restricted to the Great Sunda Islands and southeastern part of the Asian continent (Kleine 1926b, 1932a, 1932b), a single species is known also from the Philippines (Kleine 1926a). Four species are known from Asian mainland (*S. umbrosus, S. inapicalis, S. riedeli* and *S. orbatus*). *S. orbatus* is known only from Singapore island but the occurrence of this species on the Malayan Peninsula is nearly sure because of lack of any effective barrier separating the Asian mainland and Singapore island. The genus *Scarelus* is particularly species-rich on Sumatra, five species are known from this area and the discovery of additional species can be expected. Three species are known from northern Sumatra, two species from the area of Bukittinggi (former Fort de Kock). *S. corporaali* and *S. sumatrensis* were collected in lover elevation (550–850 m), all other Sumatran species were collected in mountaneous regions between 1300 and 2000 m. Lycidae generally and especially *Scarelus* species seem to have very low vagility. The species of the genus *Scarelus* were collected without exceptions in the lowest stratum of tropical forests and they are very slowly moving and only seldom and slowly flying animals. A system of isolated volcanos and mountain chains in combination with ecological characteristics probably supports the isolation of small populations.

Three species are known from Kalimantan. All records refer to the mountains in the northwest, two species are recorded from Mt. Kinabalu, one from Mt. Matang. A single species, *S. longicollis*, is known from Java.

Only one species, *Scarelus crudus*, is known from the Philippines. According to KLEINE (1926a), it occurs on Luzon and Mindanao only. The record from Leyte is the first from the Visayas. The specimen collected on Palawan corresponds morphologically to specimens from other Philippine Islands and differs in darker coloration of pubescence. It is the only *Scarelus* species with such an extensive area. This ocurrence is very interesting especially regarding quite the different spectrum of Lycidae species on Palawan and the rest of the Philippines. The locality data of *S. crudus* show a very wide ecological valency. Specimens from Mindanao were collected in a mountain forest at an elevation of 1600 m, the specimens from Palawan and Leyte were collected in lowland tropical forests (100–300 m).

Geographical distribution partially corresponds to groups of species based on type of male genitalia. The *Scarelus orbatus* group is restricted to Singapore, Sumatra and Java. The *S. umbrosus* group is more widespread which corresponds to symplesiomorphic characters present in this group of species. This group is distributed all over the area of the genus *Scarelus*.

2.3. Relationships to other genera

The related genus *Paratelius* Kasantsev, 1992 is easy recognizable. The only characters separating it from the genus *Scarelus* Waterhouse, 1878 (four costae on each elytron) is evidently a symplesiomorphy shared with *Atelius* Waterhouse, 1878. The presence of the long bristles on the elytra connect *Paratelius* and *Scarelus*. Also the structure of male genitalia and general appearance support very close relationship of *Paratelius diversicornis* with all *Scarelus* species. Only future analysis of more characters on more extensive material can solve the relationship of genera within the Ateliinae.

3. Species list

3.1. *Scarelus brastagiensis* sp. n. (Figs 2, 6)

Type material: Holotype ♂, Sumatra (N), Brastagi, Gunung Sibayak, 1450–1900 m, 19.–23. II. 1991, leg. BOCÁK (LMB). – Paratypes: 3 ♂♂, same data as holotype (LMB, SMNS).

Name derivation: This species is named after the type locality.

Differential diagnosis: *Scarelus brastagiensis* sp. n. is habitually very similar to *S. sumatrensis* Pic. It differs only in the black head and pronotum. The sure identification is possible according to the shape of male genitalia. The median lobe of *S. brastagiensis* is long, rounded at apex and widened in the basal third (Fig. 2), in *S. sumatrensis* it is of simple shape, short and pointed at apex.

Description: Small, slender, body black, basal two fifth of elytra yellowish brown, pronotum sometimes partly brown, mouthparts and claws brown. Head small, with short, brownish pubescence, slightly shiny, with fine surface structure. Antennae long, reaching over elytral apex by 1.5 antennal segments, slightly compressed, with brownish, dense and recumbent pubescence. Antennal segment 2

blackish brown (compared with segments 1 and 3). Pronotum trapezoidal, flat, posterior margin 1.55 times wider than the frontal one, the disc with one longitudinal carina with very deep and narrow depression in the middle (Fig. 6). Posterior angles acutely projecting. Elytra 3.55 times longer than wide at humerus, with three longitudinal costae, first costa less conspicuous, especially near the apex, third costa remarkably elevated. Legs of usual form.

Male genitalia as in Fig. 2.

Length: 5.6–6.6 mm. Width at humera: 1.3–1.55 mm.

Variability: The colour of the pronotum varies from entirely black to nearly brown, especially the posterior part of the disc has a tendency to be lighter than other parts of the pronotum.

3.2. *Scarelus sanguineus* **sp. n.** (Figs 4–5)

Type material: Holotype ♂, Sumatra (W), Gunung Singgalang, S of Bukittinggi, 1300 m, 14.–16. II. 1991, leg. Bocák (LMB).

Name derivation: The species name is referring to the colour of elytra.

Differential diagnosis: *Scarelus sanguineus* sp. n. is the only Sumatran species with whole elytra reddish brown. The combination of the coloration, shape of male genitalia and the length of antennae characterize this species.

Description: Small, slender, body black, only elytra reddish brown. Head small, distance between eyes 2.1 times longer than eye diameter. Antennae long and slender, reaching over apex of elytra by a bit more than two segments. Segment 2 of the same colour as the others, matt, shortly pubescent. Pronotum trapezoidal, divided by conspicuous longitudinal carina, central areola short, extremely narrow, occupying only about 30% of the length of carina (Fig. 5). Disc covered with short pubescence, shiny. Scutellum without emargination at the apex, covered with dense pubescence. Elytra parallel, 3.85 times longer than width at humerus, each elytron with three longitudinal costae, the first and second inconspicuous in apical part, third elevated and distinct in whole length. Transversal costae partly covered by dense red pubescence, areolae transversal, bottom of areolar fields shiny, elytral costae matt. Legs slender, compressed, densely pubescent.

Male genitalia as in Fig. 4.

Length: 6.7 mm. Width at humera: 1.4 mm.

3.3. *Scarelus sumatrensis* Pic, 1912 (Fig. 9)

= *Scarelus gracilicornis* Pic, 1942: Kasantsev, 1992

Material examined: 2 ♂♂, Sumatra (W), Batang Palupuh Nature Reserve (25 km of Bukittinggi), 15. II. 1991, leg. Bocák (LMB); – 1 ♂, Sumatra (Z.W.K.), Boekit Gabah, leg. Lucht, IV. 1919 (ZIW).

Redescription: Small, slender species, head testaceous, antennal segments 3–11 black, thorax bicoloured, prothorax, mesosternum and metasternum testaceous, pleurons dark brown to black, apical two fifths of elytra and abdomen black. Legs black, only coxae, trochanters and basal portions of femora of front and middle pairs of legs testaceous. Costae and margins of pronotum and partly costae of elytra dark brown. Head small, distance between eyes 2.2 times longer than eye diameter, antennae long, compressed, reaching over elytral apex by 2.5 segments. Pronotum of

usual shape. Elytra parallel, 3.25 times longer than wide at humerus, three costae developed in whole length, first costa weaker, areolae mostly transverse. Legs of usual form.

Male genitalia as in Fig. 9.

Length: 5.85–6.00 mm. Width at humera: 1.45–1.50 mm.

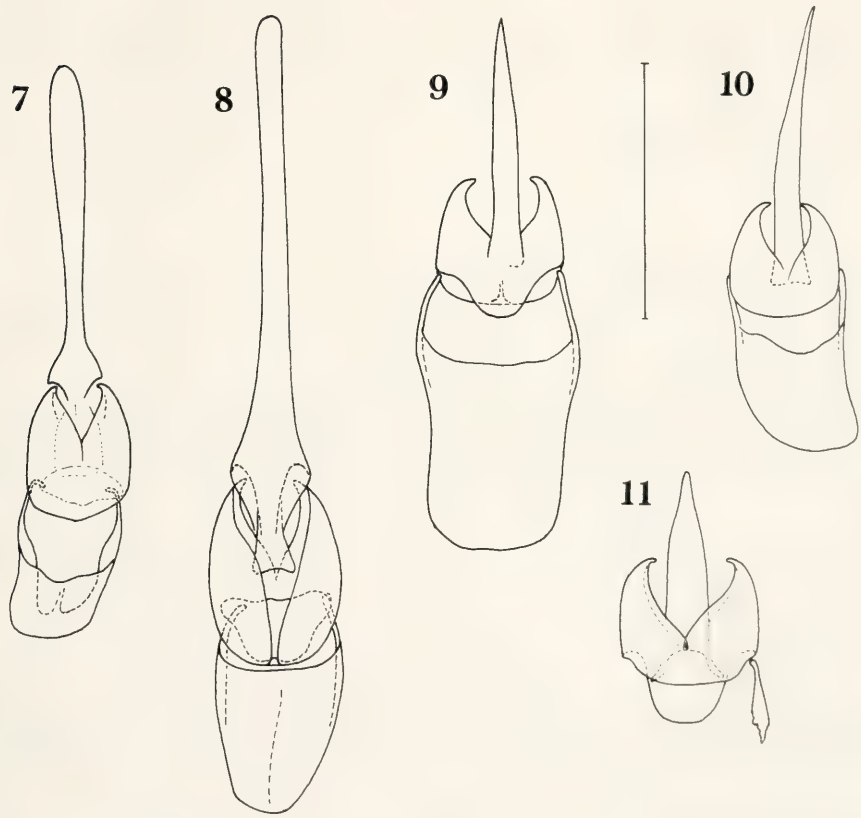
Variability: The extension of black parts of sutura and costae is variable, it seems to be correlated to the extension of the dark parts of the elytra.

Distribution: Sumatra.

3.4. *Scarelus corporaali* Kasantsev, 1992 (Fig. 10)

Material examined: 1 ♂, Indonesia, Sumatra, Prov. Aceh – Selatan, Babahrot, 15.–20. VIII. 1983, leg. Klapperich (SMNS).

Redescription: Small slender species, body orange, abdomen light brown, legs orange, tibiae and femora partly darker. Apical part of elytra black, sutural interval dark brown in whole length, antennal segments 3–9 and basal part of segment 10 black, apical part of segment 10 and whole segment 11 orange. Head small, finely, densely pubescent, eyes small, antennae slender, compressed, overlapping the apex of elytra by 2.5 segments. Pronotum flat, middle carina with narrow, deep depres-



Figs 7–11. Male genitalia. – 7. *Scarelus schawalleri* sp. n.; – 8. *S. umbrosus*; – 9. *S. sumatrensis*; – 10. *S. corporaali*; – 11. *S. orbatus*. – Scale: 0.5 mm.

sion in basal part. Posterior angles slightly projected backwards. Elytra parallel, with 3 longitudinal costae, first costa less elevated, especially in basal part of elytra.

Male genitalia as in Fig. 10.

Length: 4.85 mm. Width at humera: 1.25 mm.

Remarks: *Scarelus corporaali* is the only known species with completely orange thorax. In addition, it also has orange apical parts of the antennae. KASANTSEV (1992) stated that it externally differs from *S. sumatrensis* Pic in less conspicuous first costa. This character is very questionable on the specimen I have had at my disposal. The simplest difference is the colour of the apical antennal segment, mesopleuron and metapleuron and the margins of pronotum. It is also possible to use male genitalia (Fig. 10) for safe identification.

3.5. *Scarelus umbrosus* Kleine, 1932 (Fig. 8)

Material examined: 2 ♂♂, Malaysia, Cameroon Highlands, Gunung Beremban, 1.–3. IV. 1990, leg. RIEDEL (SMNS, LMB); – 1 ♂, Pahang F.M.S., Cameroon Highlands, 5500 ft., 21. VI. 1935, leg. PENDLEBURY (ZIW).

Redescription: Small slender species, uniformly black, only elytral sutura, very narrow lateral margins and basal parts of elytral costae 2 and 3 dark brown. Head small, slightly broader than front margin of pronotum, antennae long, reaching over apex of elytra by 2 segments. Pronotum flat, with acutely projected posterior angles, 1.36 times broader at base than its length. Scutellum deeply emarginate at apex. Elytra parallel, with 3 costae on each elytron, first costa slightly weaker but distinctive in whole length. Transversal costae regular and conspicuous. Areolae mostly transversal.

Male genitalia as in Fig. 8.

Length: 6.70–6.80 mm. Width at humera: 1.65 mm.

3.6. *Scarelus schawalleri* **sp. n.** (Fig. 7)

Type material: Holotype, ♂, N Sumatra, Medan, Kabanjahe, Gunung Sinabung, 7.–10. X. 1990, leg. RIEDEL, 2000 m (SMNS).

Name derivation: The specific name is a patronyme in honour of Dr. W. SCHAWALLER (State Museum of Natural History, Stuttgart).

Differential diagnosis: *Scarelus schawalleri* sp. n. has the shortest antennae in the genus, only slightly longer than the body. It also differs from other representatives of the genus *Scarelus* in having no compressed antennal segments. The shape of the male genitalia shows no relationship to the other similarly coloured species from Sumatra.

Description: Small, slender species, body dark brown to black, pronotum dark testaceous to brown, its margins and carinae brown to black, scutellum darker at apex, apical third of elytra black, the rest testaceous. Head small, slightly broader than front margin of pronotum, mouth parts testaceous, antennae reaching over elytral apex only by less than one segment. Pronotum of usual shape, 1.48 times broader at base than its length. Elytra flat, with 2 distinctive costae on each elytron (costa 2 and 4), first costa inconspicuous, partly missing, second costa more elevated at its base, very weak in apical third of elytron. Fourth costa stout, causing the elytra to be seemingly flat, especially in basal third of elytra. Transversal costae weak, incomplete and irregular. Legs of usual shape.

Length: 4.95 mm. Width at humera: 1.08 mm.

3.7. *Scarelus riedeli* **sp. n.** (Fig. 3)

Type material: Holotype ♂, Malaysia, Cameroon Highlands, Power station (km 29) 21. IV. 1990, leg. RIEDEL (SMNS). – Paratypes: 3 ♂♂, the same locality data as holotype (SMNS, LMB).

Name derivation: A patronym in honour of Mr. A. RIEDEL, collector of this new species.

Differential diagnosis: *S. riedeli* sp. n. is easily recognizable by the unique shape of the aedeagus.

Description: Head, pronotum, basal third of elytra, prosternum and mesosternum brown. Metasternum except middle longitudinal line and lateral margins brown, pleuron, abdomen, legs and antennal segments 3–11 black. Antennal segments 1 and 2 brown. Apical two thirds of elytra, sutural interval and margins of elytra and legs including coxae and trochanters dark brown to black. Bottom part of head brown, mouth parts testaceous, only mandibles brown. Head small, uniform, antennae long, slender, compressed. Pronotum flat, with strong longitudinal carina, with narrow and deep impression in the middle of its length, posterior angles projected backwards. Elytrae parallel, 3.37 times longer than wide at humerus, with 3 distinct longitudinal costae on each elytron, second and fourth costa stronger in basal third only, transverse costae distinctive, quite regular, areolae mostly transverse. Male genitalia as in Fig. 3.

Length: 5.45–6.00 mm. Width at humera: 1.3–1.5 mm.

Variability: The extension of the brown part of elytra is very variable. It fluctuates from 1/4 to 1/2 of length of elytra. The longitudinal costae can be brown-coloured nearly in their whole length. The bottoms of areolae are darker and these darker areolae can reach even to the scutellum. That is why there is no distinctive border line between dark and light part of elytra.

3.8. *Scarelus orbatus* Waterhouse, 1878 (Fig. 11)

Material examined: 1 ♂, Singapore, Coll. BAKER (ZIW).

Redescription: Small, slender, body testaceous, only eyes black, antennae and legs including coxae remarkably darker. Head small, sparsely pubescent, slightly shining, surface with fine microstructure. Antennae compressed, reaching over elytral apex by 2.5 segments. Pronotum of usual shape, disc matt, microstructured, scutellum emarginate at apex. Three costae developed in whole length of elytra, first costa much weaker, transverse costae obtuse, densely pubescent.

Male genitalia as in Fig. 11.

Length: 4.85 mm. Width at humera: 1.3 mm.

3.9. *Scarelus crudus* Kleine, 1926

Material examined: 4 ♂♂, Philippines, Mindanao, 30 km W of Maramag, 1600 m, 28.–30. XII. 1991, leg. BOLM; – 1 ♂, Leyte, above Visayas State College of Agriculture N Baybay, 27. II. 1991, leg. SCHAWALLER; – 1 ♂, Palawan, Tanabank river, 100 m, 20. XII. 1991, leg. BOLM.

Remark: The specimen from Palawan is brown and all specimens from Visayas and Mindanao are light testaceous, the other characters are identical.

4. Key to the identification of Malayan and Sumatran species of the genus *Scarelus*

1 Body and elytra uniformly black, only suture and very narrow external margin of elytra dark brown, aedeagus as in Fig. 8 . . . . . ***S. umbrosus*** Kleine
– At least humera of elytra brown to red 2
2 Whole elytra purple red or testaceous 3
– Only humera or basal half of elytra brown or testaceous to orange 4
3 Elytra purple red, thorax and head black, aedeagus as in Fig. 4 . . ***S. sanguineus* sp. n.**
– Elytra testaceous, thorax and head of the same colour, aedeagus as in Fig. 11 . . . . . ***S. orbatus*** Watherhouse
4 Antennae short, reaching over the apex of elytra by less than 1 segment, antennal joints not compressed, rounded in cross-section, aedeagus in Fig. 7 . . . ***S. schawalleri* sp. n.**
– Antennae longer, reaching over elytral apex by more than one segment, antennal segments always apparently compressed 5
5 Mesosternum uniformly black, antennae reaching over elytral apex by 1.5 segment, aedeagus as in Fig. 2 . . . . . ***S. brastagiensis* sp. n.**
– At least middle part of mesosternum testaceous to light brown, antennae reaching over the apex of elytra by 2.5 segments 6
6 Thorax orange, including pleurons, antennal segments 1, 2 and 11 and apical half of segment 10 orange, the others black, apex of aedeagus pointed (Fig. 10) . . . . . ***S. corporaali*** Kasantsev
– Only sterna and pronotum testaceous, pleurons dark brown 7
7 Apex of aedeagus rounded, aedeagus parallel in apical half (Fig. 3), usually only basal third of elytra brown, no distinct border between dark and light part of elytra . . . . . ***S. riedeli* sp. n.**
– Apex of aedeagus pointed, aedeagus becoming narrower in apical half (Fig. 9), usually more than basal half of elytra testaceous, the border between dark and light part of elytra distinct . . . . . ***S. sumatrensis*** Pic.

5. References

Kasantsev, S. (1992): Contribution à l'étude des Lycides orientaux les Ateliini (Coleoptera). – Revue fr. Ent. (N. S.), **14** (3): 97–104; Paris.

Kleine, R. (1926a): Die Lyciden der Philippinen-Inseln. – Philipp. J. Sci. **31**: 33–114; Manila.

– (1926b): Some Lycids from Mt. Poi and Mt. Penrissen in Sarawak. – Sar. Mus. J. **3**: 359–361; Sarawak.

– (1932a): Sieben neue Lyciden von den Malayischen Halbinseln. – Bull. Raffles Mus. Singapore (Straits settl.) **7**: 117–123; Singapore.

– (1932b): Die Lycidenfauna der Gebirge Borneos (Zugleich ein Bericht über die Ausbeute die Herr H. M. Pendlebury aus dem Kina-Balu-Gebirge mitgebracht hat). – J. Fed. Malay State Mus. **17** (1): 146–166; Kuala Lumpur.

Pic, M. (1911a): Coléoptères exotiques nouveaux ou peu connus. – L'Échange **321**: 164–167; Lyon.

– (1911b): Troix Lycides exotiques nouveaux (Col.). – Bull. Soc. ent. Fr., **1911**: 331–332; Paris.

– (1912): Contribution à l'étude du genre «*Scarelus*» Waterh. – Mélang. exot.-ent. **3**: 4–5; Moulins.

– (1942): Coléoptères du Globe (suite). – L'Échange **448**: 7; Lyon.

Waterhouse, C. O. (1878): On the different form occuring in the Coleopterous family Lycidae, with description of new genera and species. – Trans. ent. Soc. Lond., **1878**: 95–118; London.

Author's address:

Dipl.-Ing. Ladislav Bocák, Žilinská 13, CZ-779 00 Olomouc, Czech Republic.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QH
5
S932
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 536	4 S.	Stuttgart, 29. 3. 1996

The Tadpole of *Lithodytes lineatus* – with Note on the Frogs Resistance to Leaf-Cutting Ants (Amphibia: Leptodactylidae)

SMITHSONIAN
AUG 1 5 1996
LIBRARIES

By Andreas Schlüter, Stuttgart and János Regös, Eger

With 2 figures

Summary

The tadpole of the South American "ant frog" *Lithodytes lineatus* (Schneider, 1799) is described and figured. *L. lineatus* is associated with the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (Schlüter, 1980; Schlüter & Regös, 1981). Adult frogs release an aromatic maggi cube like taste when being captured from leaf-cutting ant nests (Schlüter & Regös, 1981). Additional obervations in the field and on captive specimens show, that frogs loosing this taste get killed by the ants within a few minutes.

Keywords: Amphibia, Leptodactylidae, *Lithodytes lineatus*, Hymenoptera, *Atta cephalotes*, ant frog, tadpole, larva, association, resistance, defensive behaviour, Peru.

Resumen

– El renacuajo de *Lithodytes lineatus* – con breve nota sobre la resistencia de la rana contra hormigas cortadoras de hojas (Amphibia, Leptodactylidae) –

Se describe y representa el renacuajo de la "rana hormiguera" sudamericana *Lithodytes lineatus* (Schneider, 1799). *L. lineatus* está asociada con la hormiga cortadora de hojas *Atta cephalotes* (Schlüter, 1980; Schlüter & Regös, 1981). Adultos justamente capturados en las entradas de nidos tienen un olor aromático, que parece a la especia "Maggi" (Schlüter & Regös, 1981). Oberservaciones en el campo y en especímenes cautivos dan por resultado que ejemplares perdiendo este olor son matados por las hormigas entre pocos minutos.

Zusammenfassung

Die Kaulquappe des südamerikanischen „Ameisenfrosches" *Lithodytes lineatus* (Schneider, 1799) wird beschrieben und abgebildet. *L. lineatus* ist assoziiert mit der Blattschneiderameise *Atta cephalotes* (Schlüter, 1980; Schlüter & Regös, 1981). Adulte Tiere, die am Eingang eines Blattschneiderameisen-Nestes gefangen werden, verströmen einen Geruch, der an den der „Maggi-Pflanze" erinnert (Schlüter & Regös, 1981). Beobachtungen im Freiland und an gefangen gehaltenen Exemplaren haben gezeigt, daß Tiere, die diesen Geruch verloren haben, von den Ameisen innerhalb weniger Minuten getötet werden.

1. Introduction

Lithodytes lineatus (Schneider, 1799) occurs from the Peruvian Amazon to Surinam (Cochran & Goin, 1970; Nelson & Miller, 1971; Hoogmoed, 1973; Duellman, 1978; Lynch, 1979; Duellman & Toft, 1979): Ecological data on *L. lineatus* were gathered during several stays in the Peruvian field station Panguana (9°35'S, 74°56'W, about 250m elevation). Foam nest construction is described by Regös & Schlüter (1984). The association of *L. lineatus* with nests of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* was firstly mentioned by Schlüter (1980). Hoogmoed (1986) confirmed its dwelling in *Atta*-nests.

2. Tadpole

Regös & Schlüter (1984) showed different larval stages, discussing abnormal larval development in comparison with normal larvae, but did not describe a tadpole in detail. In October, November 1985 male and female *L. lineatus*, observed (not in amplexus) at the Peruvian field station Panguana, were collected and brought alive to Germany. Under a piece of bark they constructed a big foam nest (29 cm long, ca. 8 cm wide and 6 cm tall), containing unpigmented eggs.

Hatching of the 83 tadpoles occurred between the seventh and fifteenth day after nest construction (water temperature 26°C). Feeding commenced on the second day after hatchig. Three larvae (SMNS 8387: 1–3) were preserved in formalin while the others were reared to metamorphosis for ethological studies on juveniles. The following description is based on specimen No. SMNS 8387: 1 in stage 25 (sensu Gosner, 1960) (Fig. 1).

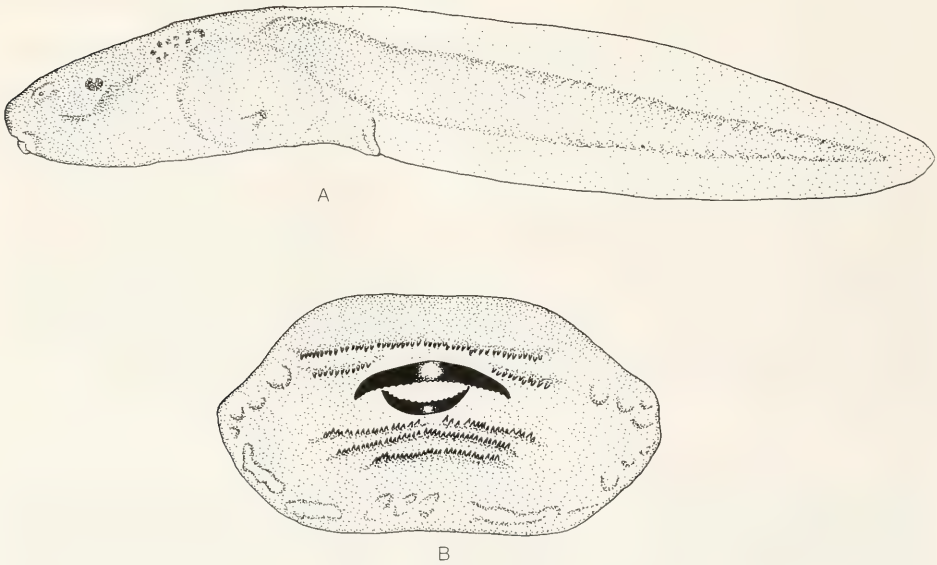


Fig. 1. Tadpole of *L. lineatus* (SMNS 8387: 1) in stage 25. – A. Lateral view (total length: 34 mm); – B. mouthpart (scale: 2 mm).

Measurements [in mm]: total length 34; body length 14; body depth 4,5; body width 7; internostril distance 1,8; eye-nostril distance 2; eye-snout distance 4; interorbital distance 1,6; caudal depth 7.

Body depressed and widest behind the level of the eyes. Snout rounded in dorsal and lateral profiles. Nostrils dorsal and directed laterally. Eyes small, directed dorsolaterally. Spiracle sinistral. Cloacal tube within the ventral fin. Fins equal in height.

Mouth directed anteroventrally. Oral disc not emarginate. Labial teeth in two anterior and three posterior rows [tooth row formula 2(2)/3(1) sensu ALTIG, 1970]. Anterior and posterior jaw slender and with fine serrations; anterior jaw broader than posterior. Posterior labium bordered by an irregularly interrupted row of papillae extending to the lateral margins of the anterior labium.

In life and in preservative (formalin), the tadpole is suffused with small, scattered melanophores on the dorsum and diminishing the venter. Some dark irregular mottling occur on the dorsum. The fins are unpigmented.

The slender tadpoles are very agile and in captivity hide under leaf litter when disturbed. Nothing is known about their natural habitat, but additional field observations on males calling from subterranean tunnels in *Atta*-nests confirm our assumption, that *L. lineatus* constructs its foam nests in water reservoirs of the leaf-cutting ants.

3. Note on resistance to leaf-cutting ants

SCHLÜTER & REGÖS (1981) discussed the coexistence of *L. lineatus* with *Atta cephalotes* and mentioned that all specimens, captured at the entrances of *Atta*-nests, release an aromatic maggi cube like taste (taste of the "maggi plant" *Levisticum officinale*, Apiaceae). In captivity they loose this taste and get killed by the ants. Two

Fig. 2. *L. lineatus*, captured in the field and helt in captivity, were killed by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* within a few minutes.

adult frogs, captured at the entrance of an *Atta*-nest and helt in captivity in Lima for two months were killed by the ants within some minutes, when being brought back to "their" ant nest. A further experiment in the ant exposition of the Muséum d'Histoire Naturelle de Genève showed the same result. Two adult frogs from Panguana and two adults being borne in captivity were also killed by *Atta cephalotes* within a few minutes (Fig. 2). In all cases the frogs did not release any case of aromatic taste.

4. Acknowledgements

Whe thank Dr. Hans-Wilhelm Koepcke (Hamburg) and his daughter Dr. Juliane Diller (München) for providing the possibility to continue our investigations of anuran ecology at Panguana. Unfortunately we cannot express our gratitude to Maria E. Rioloba W. (†) (Lima) who always gave dwelling to our frogs in her house. Dr. Claude Besuchet made possible our experiment in the ant exposition of the Muséum d'Histoire Naturelle of Geneva. We are especially grateful to Dr. W. Ronald Heyer (Washington) and to an unknown referee who made helpful comments on the manuscript. Ing. José Purisaca (Ministerio de Agricultura, Lima) and Dra. Nelly Carrilo de Espinoza (Museo de Historia Natural, Lima) provided us their generous cooperation (collecting permit No. 108-88-AG-DGFF-DFFS-SDAF).

5. References

Altig, R. (1970): A key to the tadpoles of the continental United States and Canada. – Herpetologica **26**: 180–207; Chicago.

Cochran, D. M. & C. J. Goin (1970): The frogs of Colombia. – Bull. U. S. natn. Mus. **288**: 1–655; Washington.

Duellman, W. E. (1978): The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. – Misc. Publ. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas **65**: 1–352; Lawrence.

Duellman, W. E. & C. A. Toft (1979): Anurans from Serranía de Sira, Amazonian Perú: Taxonomy and biogeography. – Herpetologica **35** (1): 60–70; Chicago.

Gosner, K. L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. – Herpetologica **16**: 183–190; Chicago.

Hoogmoed, M. S. (1973): Notes on the herpetofauna of Surinam IV. The lizards and amphisbaenians of Surinam. – Biogeographica **4**: 1–419; The Hague.

– (1986): Ergänzende Beobachtungen an *Lithodytes lineatus* (Schneider, 1799) (Salientia: Leptodactylidae). – Salamandra **22** (2/3): 215–217; Bonn.

Lynch, J. D. (1979): The amphibians of the lowland tropical forests. – *In*: Duellman, W. E. (1979) (ed.): The South American herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal. – Monogr. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas **7**: 189–215; Lawrence.

Nelson, C. E. & G. A. Miller (1971): A possible case of mimicry in frogs. – Herpetol. Rev. **3** (6): 109; New York.

Regös, J. & A. Schlüter (1984): Erste Ergebnisse zur Fortpflanzungsbiologie von *L. lineatus* (Schneider, 1799) (Amphibia: Leptodactylidae). – Salamandra **20** (4): 252–261; Bonn.

Schlüter, A. (1980): Bio-akustische Untersuchungen an Leptodactyliden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Leptodactylidae). – Salamandra **16** (4): 227–247; Frankfurt am Main.

Schlüter A. & J. Regös (1981): *L. lineatus* (Schneider, 1799) (Amphibia: Leptodactylidae) as a dweller in nests of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Attini). – Amph. Rept. **2** (2): 117–121; Wiesbaden.

Authors' addresses:

Dr. Andreas Schlüter, Staatliches Museum für Naturkunde, Museum Schloss Rosenstein, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany and

Dr. János Regös, Institute of Zoology, Estarházy, Károly Teacher's College, H-3300 Eger, Hungary.

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

QH1
S
S932
NH1

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 537	101 S.	Stuttgart, 31. 5. 1996

Die Kopulationsorgane des Maikäfers *Melolontha melolontha* (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae). – Ein Beitrag zur vergleichenden und funktionellen Anatomie der ektodermalen Genitalien der Coleoptera*)

The Copulatory Organs of the Cockchafer *Melolontha melolontha* (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae). – A Contribution to Comparative and Functional Anatomy of Ectodermal Genitalia of the Coleoptera

Von Frank-Thorsten Krell, Würzburg

SMITHSONIAN
APR 4 1997
LIBRARIES

Mit 49 Abbildungen und 1 Tabelle

Summary

Sclerites, membranes and muscles of male and female copulatory apparatus of the cockchafer *Melolontha melolontha* (Linnaeus, 1758) (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) are described at rest and during copulation. For the first time, the course of copulation of *Melolontha* is described completely. By comparing resting position, copulation and supposed oviposition the functions of single parts of the copulatory organs are inferred. By means of a functional morphological scenario the functioning of copulation is depicted. A possible strategy of the female to stop copulation before insemination starts is described (cryptic female choice). At rest, the aedeagus lies on its lateral side ("déversement"). The course of ejaculatory duct and tracheae indicate a "retournement", a longitudinal 180° rota-

---

) Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften der Fakultät für Biologie der Eberhard-Karls-Universität Tübingen. –
Herrn Dr. Gerhard Mickoleit (Tübingen) zum 65. Geburtstag gewidmet. –
Gedruckt mit finanzieller Unterstützung der Firma Carl Zeiss, Jena.

tion of the aedeagus during evolution, which is described for the first time in Scarabaeoidea. Male and female ectodermal genitalia possess extensive correspondence in musculature, which is described for the first time in Pterygota. The term homology cannot be used for corresponding structures between the sexes. By myological comparison of both sexes the following hypotheses are inferred: 1. Aedeagus and vaginal palps are derivatives of different urites. 2. Spiculum gastrale and vaginal palps are derivatives of urite IX. 3. The caudal part of Spiculum gastrale is of sternal or pleural origin. 4. The aedeagus is derived from urite X (or from intersegmental area IX/X). 5. The bursa copulatrix is derived from urite x (or from intersegmental area ix/x). 6. The female genital tract has no structures corresponding to the aedeagus.

Keywords: Coleoptera, Scarabaeidae, functional morphology, homology, copulatory apparatus, cryptic female choice.

Zusammenfassung

Sklerite, Membranen und Muskeln des männlichen und weiblichen Kopulationsapparates des Maikäfers *Melolontha melolontha* (Linnaeus, 1758) (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) werden in Ruhe und in Copula beschrieben. Erstmalig wird der Ablauf der Kopulation bei *Melolontha* vollständig dargestellt. Aus dem Vergleich zwischen Ruhelage, Kopulationspositionen und mutmaßlicher Ovipositionsstellung werden die Funktionen der einzelnen Elemente der Kopulationsorgane erschlossen. In einem funktionsmorphologischen Szenario wird das Funktionieren der Kopula geschildert. Eine mögliche Strategie des Weibchens, die Kopulation vor der Insemination zu beenden, wird beschrieben (cryptic female choice). Der Aedoeagus liegt in Ruhe auf der Seite („déversement"). Der Verlauf von Ductus ejaculatorius und Tracheen spricht für ein „retournement", eine Längsrotation des Aedoeagus um 180° während der Evolution, was erstmalig für die Scarabaeoidea festgestellt wird. Die männlichen und weiblichen ektodermalen Genitalien weisen eine entsprechende Muskelausstattung auf, was bei Pterygota erstmalig festgestellt wird. Der Terminus Homologie kann für Entsprechungen zwischen den beiden Geschlechtern einer Art nicht angewandt werden. Aus dem myologischen Vergleich beider Geschlechter werden folgende Hypothesen abgeleitet: 1. Aedoeagus und Vaginalpalpen sind Derivate unterschiedlicher Urite. 2. Spiculum gastrale und Vaginalpalpen sind Derivate des Urits IX. 3. Der caudale Teil des Spiculum gastrale ist sternalen oder pleuralen Ursprungs. 4. Der Aedoeagus ist ein Derivat des Urits X[1]) (oder des Intersegmentalbereichs IX/X). 5. Die Bursa copulatrix ist ein Derivat des Urits x (oder des Intersegmentalbereichs ix/x). 6. Der weibliche Genitaltrakt besitzt keine dem Aedoeagus entsprechenden Sklerite.

Inhalt

1. Einführung 3
2. Material, Methoden und Abkürzungen 5
   2.1. Material 5
   2.2. Methoden 6
   2.3. Abkürzungen 6
3. Terminologie 7
   3.1. Myologie 7
   3.2. Sklerite und Membranen 8
4. Ablauf der Kopulation 9
   4.1. Ablauf und Dauer der Kopulation bei *Melolontha melolontha* 9
   4.2. Kopulationsvorgang bei nahe verwandten Arten 11

---

[1]) Als Urite werden im von Kélerschen (1963) Sinne die vollständigen Abdominalsegmente bezeichnet und nicht nur deren Ventralbereich. Die Urite werden mit römischen Ordinalzahlen bezeichnet, und zwar die der männlichen Urite mit großen (VIII), die der weiblichen Urite mit kleinen Lettern (viii). Sind die Urite beider Geschlechter gemeint, werden große Lettern verwendet.

5. Oviposition 12
5.1. Oviposition bei *Melolontha melolontha* 12
5.2. Oviposition bei nahe verwandten Arten 13
6. Morphologie des männlichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* (Sklerite, Membranen und Drüsen) 14
6.1. Urite VII und VIII 14
6.1.1. Third connecting mambrane 14
6.2. Urit IX 15
6.2.1. Spiculum gastrale mit Treffpunkt 1 16
6.2.2. Second connecting membrane mit Treffpunkt 2 16
6.3. Aedoeagus – „retournement" und „déversement" 16
6.3.1. Phallobasis und Phallobasalapodem 21
6.3.2. Parameren 22
6.3.3. First connecting membrane 22
6.3.4. Der Endophallus und seine Sklerite 22
7. Morphologie des weiblichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* (Sklerite, Membranen und Drüsen) 23
7.1. Vagina und Cloaca mit Treffpunkten 1 und 2 24
7.2. Glandulae accessoriae 24
7.3. Palpi vaginales 26
7.4. Bursa copulatrix 26
7.5. Receptaculum seminis 27
7.6. Glandula receptaculi 27
8. Genitalmuskulatur von *Melolontha melolontha* 28
8.1. Sollen entsprechende Muskeln des männlichen und weiblichen Genitalapparates als homolog bezeichnet werden? 28
8.2. Muskulatur des Urits VIII 30
8.3. Muskulatur der männlichen ektodermalen Genitalien 31
8.3.1. Extrinsische Genitalmuskulatur 31
8.3.2. Intrinsische Genitalmuskulatur 35
8.4. Muskulatur der weiblichen ektodermalen Genitalien 41
9. Funktionsmorphologisches Szenario von Kopulation und Oviposition 48
9.1. Kopulation 49
9.2. Oviposition 76
10. Wie verhindert das Weibchen die Insemination? Ein Beitrag zur „Female-choice-Hypothese" 79
11. Entsprechungen im männlichen und weiblichen Kopulationsapparat und deren phylogenetische Interpretation 81
12. Danksagung 91
13. Literatur 91

1. Einführung

Im Jahre 1848 entdeckte der französische Apotheker Pedro Ormancey, daß der männliche Kopulationsapparat der Käfer im allgemeinen artspezifisch ausgeprägt ist. Ein Jahr darauf publizierte er eine ausführliche Studie zu diesem Thema (Ormancey 1849). Nachdem die Genitalmorphologie in den darauffolgenden Jahrzehnten nur sehr vereinzelt in der coleopterologischen Forschung berücksichtigt wurde, ist es vor allem der Insistenz des Berliner Professors Gustav Kraatz zu verdanken, daß die taxonomische Bedeutung der Genitalmorphologie publik gemacht wurde (zum Beispiel Kraatz 1881; Smith 1889: 483f). Doch erst nach dem Erscheinen der umfangreichen Monographie von Sharp & Muir (1912) wurde die Genitaluntersuchung außerhalb des deutschen Sprachraumes zur gängigen taxonomischen Methode (Nichols 1986).

Bis heute werden die äußeren Genitalien zur Diagnostizierung von Biospecies bevorzugt verwandt, da in den Kopulationsorganen anscheinend unmittelbar ein interspezifischer Isolationsmechanismus manifestiert ist: das mechanische Schlüssel-Schloß-Prinzip (lock-key), das Léon Dufour im Jahre 1844 (p. 253) in seinen Untersuchungen über die Kopulationsorgane der Diptera formuliert hatte. Wie jedoch bereits Jeannel (1941: 107) erkannte, ist gerade bei Käfern ein mechanisches Schlüssel-Schloß-Prinzip aus konstruktiven Gründen ausgeschlossen. Hier ist zwar der Schlüssel, der männliche Aedoeagus, ausgesprochen vielgestaltig; das weibliche Gegenstück, die Vagina, weist hingegen keine Sklerite auf, die einem falschen Schlüssel in irgendeiner Weise passiven Widerstand leisten könnten [cf. Eberhard 1992: 1780 („because there is simply no female 'lock,'")]. Aktiver Widerstand ist hingegen möglich. Mehrfach konnte ich beobachten, daß ein Weibchen den bereits penetrierten Aedoeagus eines artgleichen Männchens nicht akzeptierte und die Kopulation beendete, was die „female-choice-hypothesis" (Eberhard 1985) unterstützt. Diese Hypothese, nach der das Weibchen durch Wahlverhalten sexuelle Selektion bewirkt, erklärt nach Eberhard (1985) die hohe interspezifische Variabilität der männlichen Genitalien im Tierreich.

Erst in den letzten Jahren wurden bei mittelamerikanischen Melolonthinae die anatomischen Grundlagen des weiblichen Abwehrverhaltens während der Kopulation untersucht (Eberhard 1992, 1993b), ohne jedoch die Muskulatur zu berücksichtigen. In der vorliegenden Studie werden die funktionsmorphologischen Grundlagen der Strategie des *Melolontha*-Weibchens zur Verhinderung der Insemination nach erfolgter Penetration untersucht.

Um die konstruktionsbedingte, intraspezifisch mögliche, morphologische Variationsbreite des Aedoeagus und hier ansetzende Selektionsprozesse ergründen zu können, müssen wir das Funktionieren der Kopulation und die Funktion der Kopulationsorgane und der Bestandteile dieser Organe verstehen. Die vorrangige Funktion des männlichen Kopulationsapparates besteht im Überführen des flüssigen Spermas oder der Spermatophoren-Masse in die Bursa copulatrix des Weibchens. Möglicherweise dient der Aedoeagus bei manchen Käfern auch zur Dispersion von Duftstoffen (Sexualpheromonen?), wie dies Linsenmair (1969: 197) nach Beobachtungen an Schwarzkäfern (Tenebrionidae) vermutet. Beide Funktionen verlangen ein Ausfahren des Kopulationsapparates aus dem Abdomen. Der weibliche Kopulationsapparat muß zwei Anforderungen genügen, die unterschiedliche konstruktive Vorgaben verlangen. Die Rezeption des Spermas findet bei eingestülpter Kloake statt. Zur Oviposition hingegen werden Vulva und Kloake mehr oder weniger ausgestülpt (Ovipositor) (Dimitriu 1935: 217; Nonveiller 1960: 43). Ebenso kann vor der Kopulation die Kloake ausgestülpt werden, um Sexualpheromone zu dispergieren (Travis 1939: 691; Nonveiller 1958: 176; Ivaščenko et alii 1972; Zamotailov 1988: 61f; Mahal et alii 1991: 28).

Die frühesten Darstellungen der äußeren und inneren Genitalien der Lamellicornia finden wir bei Swammerdamm (1737: 341–345; 1738: Taf. 30, Abb. 8–10), der den Nashornkäfer *Oryctes nasicornis* (L.) (Dynastinae) sezierte, ausführlich beschreibt und genau abbildet. Rösel beschreibt und zeigt den Aedoeagus von *Lucanus cervus* (L.) (Lucanidae) (1749: 38f, Taf. 5, Abb. 10–11) sowie die äußeren und inneren Genitalien beider Geschlechter von *Oryctes nasicornis* (1749: 54f, 62–72; Taf. 7, Abb. 9;

Taf. 9, Abb. 6–7, 9–12)[2]). Die männlichen und weiblichen Genitalien von *Melolontha melolontha* zeigt und beschreibt erstmals GAEDE (1815: 21f, Taf. 2), der jedoch nur einen einzigen Muskel, den Musculus bursae, berücksichtigt. Eine sehr sorgfältige, aber kaum beachtete Studie der Genitalien, die mehrere Muskeln und erstmals den Endophallus darstellt, veröffentlicht SUCKOW im Jahre 1823 in den „Verhandlungen des Großherzoglich Badischen landwirthschaftlichen Vereins zu Ettlingen" und ein Jahr darauf als Monographie. Die Myologie der Genitalien beider Geschlechter wird dann ausführlich von STRAUS-DURCKHEIM (1828) in seiner umfangreichen anatomischen Monographie über den Maikäfer (*Melolontha melolontha*) behandelt, deren Vollständigkeit bis heute unübertroffen bleibt. Er beschreibt die Genitalmuskulatur in Ruhelage und fügt recht genaue Abbildungen bei. Jedoch erfaßte er die Muskulatur nicht vollständig. Später untersucht BOAS (1893) den Ablauf (das „*Funktionieren*" sensu MOLLENHAUER 1970, p. 30, und PETERS et alii 1971, „functioning"; „function" sensu BOCK & VON WAHLERT 1965) der Kopulation bei *Melolontha*. LANDA (1960a,b) beschreibt die Entwicklung und Übertragung der Spermatophore, nimmt jedoch nur selten Bezug auf die Muskulatur.

Zwar wurden in den letzten 30 Jahren mehrere funktionsmorphologische Studien über die Kopulationsapparate der Lamellicornia publiziert. Auch wurde die Copula in situ von SIEBOLD (1837), STEIN (1847: 85ff), BOAS (1893), RITTERSHAUS (1927), LANDA (1960a), MENEES (1963), STRINGER (1990) und EBERHARD (1992, 1993a, b) anatomisch untersucht. Eine vollständige anatomische Beschreibung und zeichnerische Darstellung der Copula einschließlich der Muskulatur, die für die funktionelle Interpretation grundlegend sind, existieren jedoch nicht. In der vorliegenden Arbeit werden die Kopulationsorgane von *Melolontha melolontha* und ihre Muskelausstattung in Ruhe und in Aktion verglichen und auf dieser Grundlage funktionsmorphologisch diskutiert.

Die Merkmalsevolution bei den männlichen äußeren Genitalien in den verschiedenen Großgruppen der Lamellicornia wurde erst in den letzten Jahren im Rahmen einer M.Sc.Thesis in Pretoria untersucht (LE LAGADEC 1989; D'HOTMAN & SCHOLTZ 1990a,b). Diese Studien erfolgten an Museumsmaterial, das heißt ohne Berücksichtigung von Muskulatur, feinen Membranen und anderen Weichteilen. Eine zukünftige, vergleichende Bearbeitung der Genital-Myologie der Lamellicornia soll hier ergänzende Informationen liefern. Die vorliegende ausführliche Darstellung des Kopulationsapparates des europäischen Gemeinen Maikäfers soll als Grundlage für diesen Vergleich dienen.

2. Material, Methoden und Abkürzungen

2.1. Material

Untersucht wurden mature Imagines von *Melolontha melolontha* (L.), gesammelt an folgenden Orten:

- Süddeutschland, Hohe Schwabenalb (Naturraum Raichberg-Kuppenalb [093«]), Onstmettingen, Raichberg; MTB 7619SE, R=3499,5 H=5351,6; ca. 940 m ü.NN; an *Acer* spec.; leg. KRELL 07.VI.1990.

---

[2]) Auffällig ist hierbei, daß die ROSEL'schen Figuren 6, 7 und 9 den SWAMMERDAMM'schen VIII, X und IX einschließlich der Beschriftung gleichen, jedoch spiegelbildlich ausgeführt sind. Sie unterscheiden sich nur an wenigen Stellen, vor allem bei der Darstellung der (artspezifischen) Sklerite (Caput, Parameren). Ob sich ROSEL bei seinen Darstellungen nur an SWAMMERDAMM angelehnt hat oder aber große Teile der Abbildungen unkritisch übernommen hat, ist nicht zu entscheiden.

- Süddeutschland, Kaiserstuhl (Naturraum Westlicher Kaiserstuhl [203$_{01}$]), Sasbach-Leiselheim, beim Hüttenbühl; MTB 7811SE, R=3398, H=5332; 230–250 m ü.NN; vornehmlich an *Acer campestre* L., *Salix* spec., *Rosa* spec.; leg. Krell 13.V.1991, 11.00–15.30 Uhr MESZ.
- Süddeutschland, Mittleres Albvorland (Naturraum Steinlach [101$_{10}$]), Dußlingen, Im Brühl; MTB 7520NW, R=3504, H=5368; 390 m üNN; Ortsrand; leg. Krell 23.V.1994.

2.2. Methoden

Die Beobachtungen der Kopulationen erfolgte an Tieren, die in einem geräumigen Terrarium gehalten wurden. Einzelne Verhaltensweisen während der Kopulation konnten auch im Gelände verfolgt werden. Sie unterschieden sich nicht von den Laborbeobachtungen. Eberhard (1992: 1782) stellt bei Individuen mittelamerikanischer *Macrodactylus*-Arten (Melolonthinae) Verhaltensabweichungen in Gefangenschaft fest, was auch bei den in Kapitel 4.1. dargelegten Beobachtungen an *Melolontha* in geringem Umfang nicht ausgeschlossen werden kann.

Die Fixierung der Copula in situ wurde durch Chlorethan-Vereisung nach Zwick (1970) erreicht. Bewährt hat sich hierfür das Spray Chloraethyl „Dr. Henning" (Dr. Georg Friedrich Henning Chemische Fabrik, D–69190 Walldorf). Spraydosen sind mühelos zu transportieren und auch in diffizilen Situationen einsetzbar, zum Beispiel wenn die Kopulation im Gestrüpp stattfindet. Die Methode ist daher hervorragend geländetauglich. Auch Eberhard (1993a) wandte sie erfolgreich an. Bei größeren Organismen, wie beim Maikäfer, empfielt es sich, das kopulierende Pärchen von zwei Seiten zugleich zu besprühen, um so eine gleichzeitige Stillegung der Muskulatur im ganzen Körper sicherzustellen.

Die histologische Fixierung erfolgte in alkoholischer Bouinscher Lösung nach Duboscq-Brasil (Böck 1990: 97f), in der die Tiere zwischen 24 und 48 Stunden verblieben. Die Lösung wurde fertig angesetzt und sukzessive verwendet, da alte Lösung nach Gregory (1970) und Gregory et alii (1980) bessere Ergebnisse liefert. Anschließend erfolgte mehrfaches Auswaschen und Aufbewahrung in Ethanol 80%. Die Präparation wurde ebenfalls in Ethanol 80% durchgeführt. Gezeichnet wurden ungefärbte Objekte in Ethanol sowie mit Methylenblau 1% gefärbe Objekte in Aqua demineralisata. Während der Zeichnung wurden die Ganzpräparate mit Nadeln auf einem dunklen Paraffin-Bienenwachs-Ruß-Gemisch festgesteckt. Die Sagittal- und Querschnitte wurden mit Hilfe einer Rasierklinge von Ganzpräparaten angefertigt und präparatorisch nachbearbeitet. Als Hilfsmittel für die Vorzeichnungen diente ein Okular-Netzmikrometer in einem Leitz-Binokular (Greenough). Nur die Abbildungen 15 und 16 wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates am Zeiss SV 5 erstellt. – Anhand eines frischtoten, methylenblau gefärbten Präparates (♂ aus Dußlingen) wurde die Muskulatur mit fixiertem Material verglichen. Soweit dies durch bloße Präparation zu beurteilen ist, ließen sich signifikante Verkürzungen der Muskeln bei Bouin-fixiertem Material nicht erkennen.

Da die Insektenmuskeln keine äußere Umhüllung besitzen, können deren Querschnitte an Abschnittsflächen je nach Auffächerung sehr unterschiedlich sein. Daher lassen die gezeichneten Querschnitte, vor allem im fixierten, verhärteten Zustand, nicht immer auf die Stärke des Muskels schließen.

Abbildungen: Die Maßstäbe (≙ 5 mm) auf den Abb. 1, 17, 38, 44 gelten jeweils nur für die unmittelbar nachfolgenden Zeichnungen.

2.3. Abkürzungen

aEphScl	apikales Endophallus-Sklerit (apical endophallic sclerite)
An	Anus
ApexPm	Apex der Parameren (parameral apex)
ApodPhb	Phallobasalapodem (apodem of phallobasis)
B	Borstenfeld (setose field)
BuCop	Bursa copulatrix (copulatric burse)
CavEph	Cavum endophalli (space between inner and outer endophallic membrane)
Clo	Cloaca/Kloake

dPaVag	Palpus vaginalis dorsalis (dorsal vaginal palp)
DuctBu	Ductus bursae (bursal duct)
DuctEj	Ductus ejaculatorius (ejaculatoric duct)
eEphM	Membrana endophalli externa (outer endophallic membrane)
Eph	Endophallus
fcm	first connecting membrane
Gl	Glandula/Drüsenzellen (glandular cells)
GlAcc	Glandula accessoria (accessory gland)
GlRec	Glandula receptaculi
iEphM	Membrana endophalli interna (inner endophallic membrane)
ins	Insertio (insertion)
ins scm	Insertio der second connecting membrane
LPm	ventrale Lamina der Parameren (ventral parameral lamina)
LumEph	Lumen endophalli (inside width of endophallus)
M(x)	Musculus (muscle)
N	Nerv (nerve)
or	Origo (origin)
OrifEph	Orificium endophalli (external opening of endophallus)
Ovd	Oviductus communis (common oviduct)
pEphScl	proximales Endophallus-Sklerit (proximal endophallic sclerite)
Phb	Phallobasis (phallobase)
Pm	Paramere
PrPyg	Processus pygidialis (pygidial process)
Pyg	Pygidium (Urotergit VIII)
RecSem	Receptaculum seminis
Rect	Rectum
scm	second connecting membrane
Spic	Cranialer Teil des Spiculum gastrale (cranial part of spiculum gastrale)
*Spic**	Caudaler Teil des Spiculum gastrale (caudal part of spiculum gastrale)
Spph	Spermatophore
St	Sternit (Urosternit)
T	Tergit (Urotergit)
tcm	third connecting membrane
TP	Treffpunkt (area where muscles meet)
Tr	Trachea
Rect	Rectum
Vag	Vagina
vPaVag	Palpus vaginalis ventralis (ventral vaginal palp)
V	Vulva.

3. Terminologie

In den beschreibenden Kapiteln 6. bis 8. werden die Synonyme angegeben, die sich in der Literatur für die bei *Melolontha* diskutierten Strukturen finden. Im folgenden sollen nur einige zentrale Termini besprochen werden. Eine ausführlichere Diskussion der Terminologie, gründend auf die Homologieverhältnisse innerhalb der Lamellicornia und der Coleoptera, soll in einer späteren vergleichenden Arbeit erfolgen.

3.1. Myologie

In der Entomologie existiert keine allgemein anerkannte Konvention bezüglich der myologischen Terminologie. Selbst die Prinzipien der Benennung sind unterschiedlich. So ziehen manche Autoren funktionelle Namen vor, auch ohne gesi-

cherte Kenntnis der Funktion, andere gehen allen terminologischen Problemen aus dem Wege, indem sie die Muskeln durch Ordinalzahlen kennzeichnen. In der vorliegenden Studie erfolgt die Benennung der Muskeln wie bei von Kéler (1955: 638ff) und Hieke (1966) nach dem Berleseschen Prinzip (1909) nach Ursprung (origo) und Ansatz (insertio).

3.2. Sklerite und Membranen

Ebenfalls uneinheitlich ist die Terminologie der Genitalsklerite und -membranen bei den Insekten: Tuxens (1970) Glossarium umfaßt 5400 genitalanatomische Termini auf 142 Seiten. In der vorliegenden Studie werden in der taxonomischen und morphologischen Literatur eingebürgerte Termini in der folgenden Bedeutung verwendet:

Aedoeagus: Nach von Kéler (1963: 40) erstmalig von Foudras (1860: 144) als „l'édéage, aedeagus" eingeführt. Foudras bezeichnete als Aedeagus „une pièce cachée, cornée [. . .], qui est l'instrument protecteur des organes particuliers qu'il recouvre." Damit ist zweifellos die stark sklerotisierte Struktur gemeint, die Harnisch (1915) als Penis bezeichnete und die heute in der taxonomischen Literatur, wohl gründend auf der Definition von Sharp & Muir (1912: 481), weltweit als Aedoeagus/aedeagus/édéage benannt wird und aus Tegmen, Medianlobus (Penis) und Endophallus besteht (cf. Lawrence & Britton 1991: 551). Snodgrass (1935: 596f; 1957: 29f) und von Kéler (1963: 40) hingegen bezeichnen als Aedoeagus den Medianlobus oder sogar den proximalen Teil des Endophallus (Snodgrass 1935: 596), wenn der Medianlobus wie bei den Melolonthinae reduziert und nicht mehr vom Endophallus abgesetzt ist (D'Hotman & Scholz 1990b: 7). Im folgenden werden als Aedoeagus die gesamten äußeren (= ektodermalen) männlichen Genitalien bezeichnet (exkl. Urit IX), das heißt der sich in der Genitaltasche befindende Kopulationsapparat (Parameren + Phallobasis + Endophallus). – Fürsch (1973) diskutiert die beiden eingebürgerten Schreibweisen „Aedoeagus" und „Aedeagus" und stellt die etymologische Korrektheit beider Wortbildungen fest, wohingegen von Kéler (1963: 40) „Aedeagus" als etymologisch unrichtig ausdrücklich ablehnte. So bleibe ich bei der in der deutschen taxonomischen Literatur geläufigen Schreibweise „Aedoeagus". – Bei der Namengebung von am Aedoeagus entspringenden oder ansetzenden Muskeln wird in Anlehnung an von Kéler (1955: 676ff; 1963) „phallo-" bzw. „-phallicus" verwendet.

Membranen: Die Verbindungsmembran zwischen Endophallus (Penis) und Tegmen wird als „first connecting membrane" (Sharp & Muir 1912: 481) bezeichnet, diejenige zwischen Tegmen und Abdomen (Urit IX) als „second connecting membrane" (Sharp & Muir 1912: 482) (Tuxen 1970: 260, 327). Im vorliegenden Falle ist der Urit IX zum Spiculum gastrale reduziert und bildet einen Bestandteil der Genitaltasche, die craniad in das Abdomen eingezogen ist. Zudem ist der Urit VIII bei den Lamellicornia als reguläres Abdominalsegment ausgebildet: der Tergit VIII bildet das Pygidium und ist nicht in den Tergit VII invaginiert (Plesiomorphie der Polyphaga nach Bils 1976: 125). Dadurch befindet sich eine ausgedehnte, verbindende Membran zwischen dem Spiculum und dem regulär ausgeprägten Urit VIII, die ich als „third connecting membrane" bezeichne.

Die englischen Bezeichnungen sind weithin gebräuchlich und werden als Termini technici unverändert oder in Abkürzungen (fcm, scm, tcm) übernommen.

Ovipositor: Als Ovipositor bezeichnet man ein innerhalb der Ectognatha homologes Organ, das aus den Gonapophysen der Urite VIII und IX sowie den Gonostyli des Urits IX besteht (cf. Tuxen 1970: 298; Mickoleit 1973: 40). Die weiblichen Genitalsklerite sind bei *Melolontha* stark reduziert. Da aber zumindest die Homologie von Vaginalpalpen der rezenten Polyphaga mit Gonocoxae bzw. Gonostyli des Urits IX im Grundplan der Polyphaga angenommen werden kann (Mickoleit 1973: 55; Bils 1976: 138), verwende ich den funktionell zutreffenden Terminus Ovipositor auch für den Bereich um Vulva und Vaginalpalpen bei den Scarabaeoidea. Somit vermeide ich den Terminus Oviscapt (Crampton 1942: 81), der für den sekundären Ovipositor der Nematocera (Diptera) eingeführt wurde. Als Oviscapt (= Antovipositor, Smith 1969: 1073) wird heute ein Legeapparat bezeichnet, der nicht mit dem oben beschriebenen, „orthopteroiden" Ovipositor der Ectognatha homolog ist (Tuxen 1970: 299) und

durch Modifikation und Verlängerung der Urite VIII und IX gebildet wird (SCUDDER 1971: 393; NICHOLS 1989: 506). Für eine derartige sekundäre Bildung finden sich bei *Melolontha* keine Hinweise.

P a r a m e r e n: Caudal an der Phallobasis der Käfer gelenken paarige, leisten- bis röhrenförmige, ursprünglich symmetrische Sklerite, für die von VERHOEFF (1893: 119) der Terminus „Parameren" geprägt wurde.

T e g m e n: Als Tegmen bezeichne ich Phallobasis (incl. Phallobasalapodem) + Parameren (sensu SHARP & MUIR 1912: 482f).

U r i t e: Siehe Fußnote 1 auf p. 2.

4. Ablauf der Kopulation

4.1. Ablauf und Dauer der Kopulation bei *Melolontha melolontha*

Der genaue Ablauf der Kopulation beim Maikäfer wurde bisher nur unvollständig oder gar unglaubhaft beschrieben. So berichtet UFFELN (in REEKER 1907), ohne Angabe der Species, über eine gezielte Annäherung der Geschlechtspartner, die ein Aufreiten des Männchens nicht erfordert: Das Männchen sitze auf der Oberseite eines Blattes, das Weibchen auf der Unterseite eines benachbarten Blattes; die Partner bewegten sich rückwärts aufeinander zu bis die Abdomina einander berührten, „und die Vereinigung der Geschlechtsteile ging nun sofort und schnell vor sich."; das Weibchen ziehe das Männchen auf die Blattunterseite; das Männchen versuche, sich während der Kopulation an der Vegetation festzuhalten. Dieses bemerkenswerte, an die Kopulation der Passalidae (SCHUSTER 1975) erinnernde Verhalten findet in der Literatur keine Bestätigung und wurde auch vom Verfasser nicht beobachtet, so daß die Schilderung UFFELNS bezweifelt werden muß. Zutreffendere, doch ebenfalls unvollständige Beschreibungen des Ablaufs der Kopulation finden wir bei RASPAIL (1893, 1896) und BOAS (1893: 246f), später bei WEBER (1915) und TIPPMANN (1964: 60ff). Publizierte Photographien der einzelnen Kopulationsphasen werden unten zitiert.

LANDA (1960a: 301) beobachtete 50 kopulierende Paare und stellte Kopulationszeiten von 30' bis 5 h fest. Eine Spermatophoren-Übertragung fand nur statt, wenn die Kopulation länger als 2½ h andauerte. Den Beobachtungen TIPPMANNS (1964: 61) und RASPAILS (1893, 1896) zufolge dauert die Kopulation 4 h bis mehr als 7 h bzw. 3 h 15' bis 4 h 50', in einem Falle nur 1 h 30'. DERMIGNY (1877) hingegen berichtet, ohne Angabe der Species, von durchschnittlich acht- bis zehnstündiger Kopulation bei *Melolontha* und verweist auf ungenannte Literaturangaben, in denen gar 18 h oder 24 h Dauer angegeben werden, was aber in der neueren Literatur keine Bestätigung findet und bezweifelt werden darf.

Die Kopulation bei *Melolontha melolontha* verläuft in fünf Phasen, die im folgenden nach eigenen Beobachtungen beschrieben werden. Da die Fixierung verschiedener Kopulationsstadien Priorität besaß, konnte nur eine Kopulation durchgehend bis zur Trennung der Geschlechtspartner beobachtet werden.

Phase 1 (Aufreiten)

Das Männchen besteigt das Weibchen von caudal her und fährt den Aedoeagus aus oder reitet manchmal mit schon ausgefahrenem Aedoeagus auf. Es sitzt einige Zeit auf dem Weibchen und versucht dann mehrfach, den Pygidialprocessus des Weibchens mit den Paramerenspitzen zu ergreifen.

Phase 2 (Öffnen der Kloake)

Das Männchen ergreift mit den Paramerenspitzen den Pygidialprocessus des Weibchens und hakt sich ein[3]). Der Aedoeagus wird bis zur Maximalposition ausgefahren. Die Parameren werden rechtwinklig zur Phallobasis gestellt (Abb. 13). Die Membran zwischen Phallobasis und Parameren wird gespannt, und die Parameren werden basal lateralwärts gespreizt. Durch nickende Bewegungen der Parameren wird das Weibchen stimuliert, wobei zumeist die Spitze des weiblichen Pygidialprocessus in der Rinne zwischen den Parameren basalwärts verschoben wird. Das Männchen krallt sich im Regelfall mit den Vorderklauen am cranialen Prothorax-Rand und mit den Mittelklauen an den Elytren-Rändern im Bereich des 2. oder 3. lateralen Abdomen-Makels beim Weibchen fest (cf. Raspail 1893: 205). Durch starke Krümmung des abgeflachten Abdomen nach ventral erscheinen die Elytren des Männchens leicht angehoben. Ein deutliches Streicheln der männlichen Hintertarsen am weiblichen Abdomen, wie es Weber (1915: 221) beschreibt, konnte nicht festgestellt werden. Das Weibchen hält sich nur mit den beiden vorderen Beinpaaren am Untergrund fest und bewegt die angehobenen Hinterbeine langsam „rudernd". Eine gezielte Abwehrbewegung gegen das Männchen ist jedoch nicht festzustellen (im Gegensatz zu einer gezielten Bewegung gegen den Aedoeagus bei massiver Störung während der Kopulation). Das Männchen bewegt sich sukzessive auf dem Weibchen nach hinten, bis sich der zweite Lateralmakel der Abdominalsternite des Männchens auf gleicher Höhe mit dem Elytren-Apex des Weibchens befindet. Beobachtete Fälle: a) nach 17' Versuch abgebrochen; sofort (1' später) erneuter Versuch. – b) nach ca. 20' Versuch abgebrochen, aber bereits ca. 8' später ist der Aedoeagus wieder weit ausgefahren. – In einem Fall wurde das Abdomen des Weibchens stark dorsalwärts gezogen, so daß im Bereich zwischen den ersten beiden Lateralmakeln ein Knick entstand. Möglicherweise sperrte sich das Weibchen hier besonders energisch gegen die Penetration.

Phase 3 (Penetration) [Abb. 15; Scheerpeltz (1934: 11), Tippmann (1964: 61, Abb. 7)]

24' nach dem Aufreiten gelingt es dem beobachteten Männchen, die Parameren bis zur Hälfte schnell in die Vagina einzuführen (Raspail 1893: 206: 45' nach dem Aufreiten). In einem anderen Fall führt das Männchen ca. 25' nach dem Aufreiten zuerst nur die Spitze der Parameren ein, wobei nach weiteren 21' die vollständige Penetration erfolgt (das Weibchen wurde in diesem Falle bei der Penetration sehr unruhig). Die vollständige Penetration erfolgt, indem der Aedoeagus noch weiter ausgefahren und gerade gestellt wird, das heißt der Winkel zwischen Phallobasis und Parameren erreicht nahezu 180°, und nur noch der craniale Apex des Phallobasalapodems befindet sich im männlichen Abdomen. Dabei verringert sich der spitze Winkel zwischen Sternum des Männchens und Aedoeagus auf 10°–20°. Der Pygidialprocessus des Weibchens liegt in dieser Phase noch außerhalb des Aedoeagus. – Die Antennen des Weibchens sind angelegt, die des Männchens bei geschlossener Fahne ausgestellt. Auch wenn die Parameren schon vollständig eingeführt sind, das heißt der Winkel zwischen Phallobasis und Parameren 180° beträgt, kann das Weibchen die Kopulation abrupt beenden, indem es die Hinterbeine gegen den Aedoea-

---

[3]) Ein gleichartiges Verhalten konnte ich bei *Amphimallon solstitiale* (L.) (Melolonthinae) beobachten.

gus stemmt. Ähnliche stemmende Abwehrbewegungen beobachtete EBERHARD (1993a) bei Melolonthinae der Gattung *Phyllophaga*. Gleichwohl konnte trotz dieser Abwehr auch dort, wie bei *Melolontha*, die Kopulation erfolgen.

Phase 4 (Hintüberkippen und Starre) [Abb. 16; Hintüberkippen: HURPIN (1962: 35, Abb. 24). – Starre: Abb. 16; ESCHERICH (1923: 68, Abb. 46), SCHEERPELTZ (1934: 12), KRATOCHVÍL et alii (1953: 41, Abb. 27), TIPPMANN (1964: 62, Abb. 8), URAL (1968: 17, 19, Abb. 8, 10–11), KELLER (1984: 38)]

Das Männchen läßt sich nach hinten fallen und zieht die Phallobasis mitsamt dem weiblichen Pygidialprocessus in sein Abdomen ein (bei vier beobachteten Männchen 1'30", 3', 4', und 6' nach der vollständigen Penetration; 30' nach RASPAIL 1893: 206). Es rudert mit den Hinterbeinen gegen den Urit viii des Weibchens (als ob es dieses aus sich herausschieben wollte). Der Winkel zwischen den beiden Partnern beträgt dabei noch 135 Grad. Es folgen leichte Vor- und Rückbewegungen des Aedoeagus. Nach weiteren 7'30" sind die Bewegungen des Männchens nicht mehr kontinuierlich, sondern treten nur noch schubweise auf. Eine weitere Minute später erfolgen Pumpbewegungen des Weibchens: Das Abdomen bewegt sich auf und ab. Das Männchen stemmt sich gegen Propygidium und Elytren-Apex des Weibchens, vielleicht um den Winkel zwischen den beiden Körpern zu vergrößern. Bald wird der maximale Winkel von annähernd 180° erreicht. 1 h 17' nach Beginn des Aufreitens frißt das Weibchen wieder. 1 h 25': anhaltende Pumpbewegungen des Weibchens, das Männchen bleibt jedoch währenddessen starr. 1 h 50' bis 2 h: Das Männchen wird nach Störung durch Artgenossen aktiv, verfällt danach wieder in Starre. Die Pumpbewegungen sind nach 2 h 30' nur noch schwach. – Nach RASPAILS (1893: 205, 207; 1896: 337f, 341) Beobachtungen kann das Umklappen kurze Zeit („peu de temps") nach dem Aufreiten oder erst 30–50', in einem Falle erst 2 h danach erfolgen. Eine Zeitdauer von ca. 40' entspricht meinen Erfahrungen. Durch Präparation verschiedener Kopulationsstadien konnte ich feststellen, daß die Ausstülpung des Endophallus und die Übertragung des Spermas erst in der hintübergekippten Stellung erfolgen und nicht, wie WEBER (1915: 221) behauptet, kurz zuvor. Nach LANDA (1960a: 302) beginnt die Ausstülpung 15' nach der Penetration.

Phase 5 (Trennung)

Die Trennung erfolgte im beobachteten Fall nach ca. 5 Stunden. Ein anderer Trennungsvorgang konnte direkt beobachtet werden: Das Männchen „strampelt", beugt sich wieder über das Weibchen und zieht dabei den Aedoeagus heraus. Dieser wird dabei so weit oder noch weiter als in Phase 2 ausgefahren.

4.2. Kopulationsvorgang bei nahe verwandten Arten

Der Ablauf der Kopulation und die Stellung der beiden Partner zueinander während der Insemination ist bei den Käfern im allgemeinen artspezifisch[4]). Allein die Stellen, an denen sich das Männchen mit seinen Tarsen am Weibchen verankert, können je nach Neigung des Untergrundes innerartlich differieren (SCHALLER 1954:

[4]) Ein einziger Fall von Stellungs-Dimorphismus wurde mir bekannt, und zwar beim Linierten Graurüßler, *Sitona lineata* (L.) (Curculionidae), beschrieben von ANDERSEN (1931: 46). Hier liegt das Männchen entweder dem weiblichen Dorsum direkt auf, oder aber seine Körperlängsachse bildet mit der des Weibchens einen Winkel von ca. 30°.

404). Auf Grund dieser Spezifität ist anzunehmen, daß unterschiedliche Kopulationsabläufe sich auch in anatomischen Unterschieden manifestieren. Die Stellung, bei der das Männchen auf dem Rücken des Weibchens sitzt, den gekrümmten Aedoeagus von caudodorsal her einführt und auf dem Weibchen sitzend verharrt, ist die häufigste Kopulationsposition bei den Käfern. Wir finden sie bei den Polyphaga und den Adephaga, und zumindest zu Beginn der Kopulation auch bei den Scarabaeoidea und den Lucanidae. Dieses Aufreiten der Männchen ist die innerhalb der Coleoptera mutmaßlich plesiomorphe Kopulationsposition (Crowson 1981: 338), die vermutlich bereits im Grundplan der Coleoptera vorhanden war. Speziell bei den Scarabaeoidea, aber auch bei den Curculionoidea kippt das Männchen im Verlauf der Kopulation, durch die penetrierten Genitalien im Weibchen verankert, nach hinten (Paulian 1988: 277). Das vollständige Hintüberkippen mit zusätzlicher pygidialer Verankerung, wie wir es bei *Melolontha* beobachten, ist ein seltener Sonderfall.

In der Literatur finden sich nur wenige und zumeist ungenaue Angaben zum Ablauf der Kopulation bei Lamellicornia. Da die vergleichende Untersuchung der Copulae bei verschiedenen Taxa der Lamellicornia Thema einer nachfolgenden Studie sein soll, beschränkt sich die folgende Diskussion auf die Gattung *Melolontha*.

Über *Melolontha hippocastani* F. berichtet Burchard (1988: 54): „Zumeist saß das Männchen während der gesamten Kopulation auf dem Rücken des Weibchens festgeklammert. Es wurden nur ganz wenige Kopulationspaare beobachtet, bei denen das Männchen [. . .] kopfüber am Weibchen hing." Später ergänzt Burchard (mündliche Mitteilung III.1993), daß nahezu alle Männchen der untersuchten Population zum Beobachtungszeitpunkt Kümmerformen waren und das ungewöhnliche Kopulationsverhalten daher rühren könnte. Die beschriebene Beobachtung stelle einen Ausnahmefall dar. Schon Couturier & Robert (1956: 441) stellen fest, daß zwischen dem Kopulationsverhalten von *M. melolontha* und *M. hippocastani* kein merkbarer Unterschied besteht: „Lorsqu'un mâle [von *M. hippocastani* – Verfasser] rencontre une compagne, il se pose sur son dos et essaye aussitôt d'introduire son penis. La copulation a généralement lieu immédiatement, mais quelquefois le mâle ne réussit à s'accoupler qu'après 3 ou 4 tentatives. Une fois le penis entièrement enfoncé, rapidement le mâle se renverse en arrière et se laisse pendre à l'abdomen de la femelle, de la même façon que chez *M. melolontha*." Jedoch bemerken sie weiter: „L'accouplement est de courte durée", ohne aber die Dauer selbst anzugeben. Auch Persohn (mündliche Mitteilung, 27.VI.1991) berichtet nach Beobachtungen während des Massenauftretens von *M. hippocastani* im Haardtwald bei Karlsruhe 1991 vom gleichen Kopulationsverhalten bei beiden häufigeren mitteleuropäischen *Melolontha*-Arten. Zu *M. pectoralis* Meg., der seltenen dritten mitteleuropäischen Art, wurden keine Beobachtungen dokumentiert.

5. Oviposition

5.1. Oviposition bei *Melolontha melolontha*

Die Eiablage von *Melolontha melolontha* erfolgt, abhängig von den Bodenverhältnissen, subterran in einer Tiefe 1,5 – 60 cm (Altum 1891: 280; Jancke 1928: 98; Schuch 1935: 171). Die Eier werden in Gruppen zu 10 bis 20 Stück abgelegt (Tippmann 1964; 62). Ob für jedes Ei eine Eikammer geformt wird, wie dies im nachfolgenden Kapitel beschrieben wird, ist nicht bekannt, da der Vorgang der Oviposition

bisher nicht beobachtet wurde. Trotz intensiver, mehrwöchiger Bemühungen gelang dies auch dem Verfasser nicht. Daher wurde bei mutmaßlich zur Eiablage eingegrabenen Weibchen mit bereits leicht geöffneter Kloake das Abdomen mechanisch komprimiert, so daß sich die Kloake ausstülpte und in dieser Position vereist und fixiert werden konnte (Abb. 38–41). Ob sich dabei tatsächlich nur diejenigen Teile der Kloake ausstülpten, die sich auch vor oder während der Eiablage außerhalb der Abdominalöffnung befinden, ist nicht feststellbar. Die funktionsmorphologische Interpretation (Kapitel 9.2.) bleibt daher spekulativ. Doch auch bei *Diabrotica undecimpunctata howardi* Barber (Chrysomelidae) befinden sich in analoger Weise der Anus in dorsaler und die Vulva in ventraler Position außerhalb des Abdomen, „when the segments are extended" (Mendoza & Peters 1968: 1281f), so daß eine ähnliche Ausstülpungsweise bei *Melolontha* nicht auszuschließen ist.

Der Kloakalbereich um den Anus, der sich bei der simulierten Oviposition außerhalb des Kloakenraums befindet, wird beim Koten bei *Melolontha* nicht ausgestülpt.

5.2. Oviposition bei nahe verwandten Arten

Photographisch dokumentiert und beschrieben wird die Oviposition bei *Amphimallon majale* (Razoum.) (Melolonthinae: Rhizotrogini) von Tashiro (1987: 121f, Taf. 25): „Evagination of the vaginal tract creates a balloonlike organ that compresses the moist soil and forms a cell. An egg is deposited simultaneously with the invagination of the vagina." Bei dem ausgestülpten Organ, das Tashiro als „vagina" oder „vaginal tract" bezeichnet, handelt es sich um die Kloake. Auf den Photographien in Tashiro (1987: Taf. 25) sind die ventralen Vaginalpalpen ventral beiderseits der Ovipositions-Öffnung deutlich zu erkennen. Merkwürdigerweise sind auf der Photographie in Tashiros früherer Arbeit (Tashiro et alii 1969: 26) auf der Ventralseite des ausgestülpten Organs keine Vaginalpalpen zu erkennen, so daß ich annehme, daß es sich hier um den künstlich herausgepreßten Analbereich handelt.

Auch bei anderen „pleurosticten" Scarabaeidae[5]) wird die Kloake zur Oviposition ausgestülpt. Nonveiller (1960: 43) zeigt eine Photographie der „Partie exvaginée de l'organe féminin au moment de la ponte" von *Miltotrogus aequinoctialis* (Herbst) (Melolonthinae: Rhizotrogini); „on peut apercevoir l'oeuf à travers les parois": Kloake und Vulva sind evaginiert, die Borsten der Vaginalpalpen stehen nach hinten ab. Über *Tropinota hirta* (Poda) (Cetoniinae) berichtet Dimitriu (1935: 228): „Während der Eiablage befindet sich das Weibchen mit dem Rücken nach unten, der Uterus [= Kloake; Verf.] wird ausgestülpt, es erfolgt die Ausstossung des Eies, und dann wird der Uterus wieder eingestülpt."

Die vorbereitende Funktion der ausgestülpten Kloake, die Formung der Eikammer, wurde bei drei Vertretern der Rutelinae festgestellt, bei *Popillia japonica* Newman (Fleming 1972: 47; Clair & Kramer 1989: 90), *Anomala orientalis* Waterhouse (Tashiro 1987: 122) und *Adoretus sinicus* Burm. (Habeck 1964: 400: „The ovipositor extrudes three to four millimeters and makes a small pocket in the soil about three

[5]) Gemeint ist der „Orphninae to Valginae clade" in der Terminologie von Scholtz & Chown (1995: 360–363); diese Gruppe bezeichnete ich in früheren Arbeiten als Familie Melolonthidae (cf. Krell 1992), richte mich aber nun nach System und Nomenklatur von Lawrence & Newton (1995) und Scholtz & Chown (1995).

times the size of the egg which is deposited therein."). TASHIRO (1987: 122) nimmt an, daß bei denjenigen Arten der Scarabaeoidea, die für jedes Ei eine kleine Erdkammer formen, der Ablauf der Oviposition übereinstimmt.

Weitere Beschreibungen oder Abbildungen der Oviposition oder des Ovipositors von „pleurosticten" Scarabaeidae sind mir nicht bekannt.

6. Morphologie des männlichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* (Sklerite, Membranen und Drüsen)

Die in der Einleitung bereits genannten Arbeiten von STRAUS-DURCKHEIM (1828), BOAS (1893) und LANDA (1960a,b) stellen eine ausgezeichnete Grundlage für die folgende vergleichende Studie der Kopulationsorgane in Ruhe und in Copula dar. Sie ersparen jedoch nicht eine erneute, vollständige zeichnerische Darstellung der topographischen, insbesondere der myologischen Verhältnisse, die in Kapitel 8. besprochen werden.

Da eine Öffnung der Kloakenkammer der Kopulation und der Oviposition vorausgehen muß, sollen auch die hierfür verantwortlichen prägenitalen Urite VII und VIII in die Untersuchung einbezogen werden.

6.1. Urite VII und VIII

Der Tergit VII (Propygidium) ist bei den Lamellicornia stark sklerotisiert, wohingegen die anterioren, von den Elytren bedeckten Tergite schwach sklerotisiert bis membranös ausgeprägt sind. Tergit VII und Sternit VII sind bei *Melolontha* zu einem Ring verschmolzen (Abb. 48). Die Sutur ist nur noch in der cranialen Hälfte äußerlich sichtbar (Abb. 13: Pfeil). Der ringförmige Urit VII bietet den stabilen Rahmen, an dem der Urit VIII einlenkt, der während der Öffnung, insbesondere bei der Kopulation, hohe Druck- und Zugkräfte auf das Abdomen überträgt. Der Urit VIII ist nicht in den Urit VII invaginiert, sondern liegt caudal des Urits VII und bildet den Apex des Abdomen. Der Tergit VIII (Pygidium) ist bei beiden Geschlechtern median in einen langen Processus ausgezogen, der bei den Weibchen durchschnittlich kürzer ist.

6.1.1. Third connecting membrane

Syn.: *cloaque* (BOAS 1893).

Tergit und Sternit VIII sind durch die straffe „third connecting membrane" (tcm) verbunden (Abb. 13: tcm; Abb. 44, 45: or tcm), die im Inneren des Abdomen an der Ventralseite des Spiculum gastrale inseriert, und zwar caudal an den Innenseiten der Skleritspangen des cranialen Teils des Spiculum (Abb. 19, 29: tcm; Abb. 44, 45: ins tcm). Sie bildet, wohl zusammen mit dem dorsocaudalen Bereich der „second connecting membrane" (scm), die Kloaken-Membran. Die tcm bedeckt ventral den caudalen, V-förmigen Teil des Spiculum, der auf Abb. 29 durch eine gestrichelte Linie angedeutet ist. Da das Spiculum nur den ventralen Teil der Genitaltasche versteift, im dorsalen und in den lateralen Bereichen hingegen keine Sklerite ausgebildet sind, können „second" und „third connecting membrane" hier nicht abgegrenzt werden. Sekundäre, funktionell bedingte Sklerotisierungen der tcm existieren nicht, jedoch befindet sich im Laterobasalbereich beiderseits ein Rudiment des Stigma VIII (Abb. 17–18: Stig).

Die Stigmen I-VI liegen bei *Melolontha* im schwach sklerotisierten, auf die Dorsalfläche umgebogenen, dorsalen Teil der Ventralsklerite der Urite. Ist dieser Bereich, wie bei *Amphimallon majale*, membranös, wird er gemeinhin als Pleura bezeichnet: Nach Menees (1963) liegen bei *A. majale* die Stigmen I-VI in der Pleuralmembran. Bei *Melolontha* ist die Pleura nur noch in den Uriten I-III membranös. Caudalwärts nimmt der Sklerotisierungsgrad zu. Die Pleurite sind außer durch die schwächere Sklerotisierung nicht von den Sterniten abgesetzt, denn wie bei den meisten Insekten sind Sternum und Pleurum verschmolzen (von Kéler 1963: 497). Eine Sternopleuralsutur fehlt. Tergite und Pleurite sind jedoch durch eine Membran getrennt. Die Pleurite bilden eine Falte, die von starken segmentalen Tergosternalmuskeln hervorgerufen wird. Diese verbinden jeweils die lateralen Enden der Tergite und Sternite und überspannen den Pleuralbereich. Zudem befindet sich in jedem Urit beiderseits ein Sternopleural-Muskel. Da sich die tergosternalen Muskeln bei Adephaga und Polyphaga finden [cf. Hieke 1966: 52 (*Harpalus*, Carabidae), 94 (*Anoplotrupes*, Geotrupidae): M.urot.st.], ist zu vermuten, daß sie bereits im Grundplan der Coleoptera vorhanden waren (als Plesiomorphie), zumal sie auch in anderen Insektengruppen existieren (Snodgrass 1935: 262; Bitsch 1979: 296ff).

Im Urit VII ist durch die Verschmelzung von Sternit und Tergit kein membranöser Bereich mehr ausgebildet, keine Pleura erkennbar. Zwischen Tergit VIII und Sternit VIII hingegen ist ein wieder membranöser Bereich vorhanden: die „third connecting membrane", die ein Stigmenrudiment trägt (Abb. 17: Stig). An ihr inseriert der Muskel M1 (Abb. 19), der als homodynam zu den Sternopleural-Muskeln der anterioren Urite angesehen werden kann und daher als M. urosterno-pleuralis benannt wird. Die tcm wird überspannt vom M. urotergo-sternalis posterior (Abb. 18: M2), der homodynam zu den Tergosternal-Muskeln der anterioren Urite sein dürfte. Auf Grund der Lage von Muskeln und Stigmenrudiment betrachten wir zumindest den laterocranialen Bereich der tcm als „pleurale Bildung"[6]). Der caudale Bereich der tcm ist aus topographischen Gründen vermutlich ein Derivat der Intersegmentalmembran VIII/IX.

Menees' (1963: 26) Aussage „A pleural area is lacking in segment 8" [bei *Amphimallon majale*], die nicht näher erläutert wird, darf angezweifelt werden, da auch dort eine tcm ausgebildet ist (Menees l.c.: 53, Abb. 22; 57: Abb. 37). Ein Rudiment des Stigma VIII fehlt jedoch bei *Amphimallon*.

6.2. Urit IX

Der Urit IX ist bei den Lamellicornia in das Abdomen eingezogen und bildet hier die Genitaltasche, die den Aedoeagus röhrenförmig umschließt. Die Sklerotisierung der Genitaltasche ist bei *Melolontha*, wie bei den meisten Lamellicornia, stark reduziert. Ein ventrales, bilateralsymmetrisches, zweiteiliges, Y-förmiges Sklerit, das Spiculum gastrale, bildet die einzige Versteifung der membranösen Tasche. Zudem be-

---

[6]) Nach Deuve (1988, 1993) handelt es sich bei dem ventralen Sklerit des Urits VIII der Coleoptera um fusionierte Laterotergite. Ein Sternit VIII existiere nicht. In diesem Falle wäre die tcm eine rein tergale Bildung. Unterstützt wird diese Hypothese durch Hieke's (1971) Annahme, die Insertio der tcm, der craniale Teil des Spiculum gastrale, sei tergaler Herkunft. Die Muskulatur des Urits VIII müßte dann anders interpretiert werden. Da die hier vorliegenden Befunden nichts zu dieser Hypothese beitragen können, soll sie im Rahmen der vorliegenden Studie nicht weiter diskutiert werden.

findet sich eine sehr kleine paarige Sklerotisierung am Treffpunkt mehrerer Muskeln (Treffpunkt 2, Kap. 6.2.2.) im Lateralbereich der Tasche.

6.2.1. Spiculum gastrale mit Treffpunkt 1

S y n .: *stylet cloacal* (Boas 1893). – Caudaler Bereich: *synsclérit ventral* (Deuve 1992).

Das Spiculum gastrale besteht aus einem cranialen, Y-förmigen Teil (Abb. 25, 30: Spic), und einem breit V-förmigen, caudalen Teil (Abb. 25, 30: Spic*), dessen caudaler Bereich den cranialen Teil des Spiculum überlagert (Abb. 48). Der craniale Teil des Spiculum der Lamellicornia wird von Hieke (1966: 154; 1971) als lateroventrad gewanderte und sekundär cranial verschmolzene Derivate der Tergalapodeme IX gedeutet. Hier inseriert ventrocaudal die tcm (Abb. 44: ins tcm), die den caudalen Teil des Spiculum (Abb. 29: gestrichelte Linie) vollständig bedeckt. Am caudalen Teil, der möglicherweise aus dem Sternit IX hervorging, entspringt dorsal, das heißt dem Aedoeagus zugekehrt, die scm (Abb. 44: or scm). An den caudalen, lateralen Apices des Spiculum inserieren die Muskeln D, E und G, und es entspringen hier die Muskeln F und H (Abb. 20). Diesen Bereich bezeichne ich als Treffpunkt 1.

Die Darstellung von Snodgrass (1935: 596; übernommen von Bitsch 1979: 479), auf der der unpaare Ast („ventral apodeme") des Spiculum bei *Phyllophaga „chiriquiana"* [= *chiriquina* Bates] frei in die Leibeshöhle ragt, ist fehlerhaft, da auch dieser Ast membranös und muskulös in die Genitaltasche integriert ist (cf. Abb. 25).

F u n k t i o n : Das im Urit VIII muskulös verspannte Spiculum gastrale dient dem Muskelansatz der Aedoeagus-Rotatoren und -Protraktoren und damit der Führung des Aedoeagus beim Aus- und Einfahren.

6.2.2. Second connecting membrane mit Treffpunkt 2

S y n .: scm: *morceau de la paroi cloacale* (Boas 1893).

Die „second connecting membrane" (scm) verbindet den Sklerit des Urits IX, das Spiculum gastrale, mit dem Tegmen. Der ventrale Ursprung der scm liegt an der dorsalen, dem Aedoeagus zugewandten Seite des Spiculum, und zwar an den Außenseiten des V-förmigen caudalen Teils (Abb. 24a: or scm; Abb. 48: Spic*). Lateral und dorsal gehen scm und tcm in einander über. Die scm bildet im Cranialbereich des Phallobasalapodems eine Falte, an der M(A)/(A') und M(B)/(B') inserieren (Abb. 24a, 25, 31). Dorsomedian ist die scm erweitert und bildet eine in den Innenraum der Phallobasis reichende Tasche aus, in die sich während der Kopulation der Pygidialprocessus des Weibchens schiebt (Abb. 31: Pfeil; Abb. 25: (PygProc); Abb. 45: Pfeil links von T viii).

Die scm inseriert

– a) dorsal außen am Tegmen an der Grenze zwischen Phallobasis und Phallobasalapodem (Abb. 44, 45: ins scm) und

– b) ventral an der Basis der Parameren (Abb. 44: ins scm).

An einer Stelle im Dorsolateralbereich der scm, an der sich die Muskeln F, I, J, K und L treffen, im folgenden als Treffpunkt 2 bezeichnet, befindet sich ein kleiner, unscharf begrenzter, sklerotisierter Bereich, den ich Sklerit der „second connecting membrane" benenne (Abb. 24: Scl scm).

6.3. Aedoeagus – „retournement" und „déversement"

S y n .: *male genital organ* (Snodgrass 1957); *penis* (Landa 1960a; Matsuda 1976). – Tegmen: *tambour* (Straus-Durckheim 1828). – Entspricht in der hier verwendeten Bedeutung nicht

dem SNODGRASSschen *aedeagus* (1935, 1957); dieser umfaßt nur den Medianlobus oder, bei Reduktion des Medianlobus, den proximalen Teil des Endophallus.

Eingestülpt in die vom Urit IX gebildete Genitaltasche liegt der Aedoeagus, der eigentliche Kopulationsapparat. Er wird zur Kopulation aus dem Abdomen ausgefahren und dringt partiell in die Vagina ein.

Der Aedoeagus besteht aus dem Tegmen (cranial: Phallobasis/Phallobasalapodem, caudal: Parameren, Länge: ca. 12 mm) und, darin eingestülpt, dem Endophallus. Während der Kopulation dringen die Parameren bis ans craniale Ende der Vagina vor. Danach wird der Endophallus, der die Spermatophoren-Substanz transportiert, aus dem Tegmen herausgestülpt und in die Bursa copulatrix eingebracht.

Der Aedoeagus liegt in Ruhe auf der Seite: Die im ausgefahrenen Zustand rechte Seite des Aedoeagus liegt in Ruhe dem Sternum an. Für diese rotierte Ruheposition wurde von JEANNEL (1955: 100) der Terminus „déversement" eingeführt. Der Ductus ejaculatorius sowie die zu diesem parallel verlaufende linke[7]) Haupt-Trachea des Aedoeagus treten cranial aus dem Öffnungsbereich des Phallobasalapodems aus (Abb. 1: DuctEj, Tr) und verlaufen, anliegend an die scm, an der linken Seite der Phallobasis dorsocaudad, um dann dorsal der Genitaltasche auf die rechte Körperseite zu ziehen (Abb. 8: DuctEj, Tr; cf. YUNG 1889–1894: 161 (Abb. 76), 172 (Abb. 82), 173). Die Trachea mündet nahe des rechten rudimentären Stigma VIII in einen Tracheen-Knotenpunkt, von dem aus die Muskulatur der rechten Seite des Urits VIII versorgt wird. Die rechte Haupt-Trachea des Aedoeagus (Abb. 1: Tr') tritt rechts der linken Haupt-Trachea (Abb. 1: Tr) aus dem Phallobasalapodem aus und verläuft caudad zur linken Körperseite, um hier im Bereich des linken rudimentäten Stigma VIII (Abb. 17–18: Stig) in einen Tracheen-Knotenpunkt zu münden. Eine Überkreuzung der beiden Haupt-Tracheen, deren Verlauf durch die Pfeile in Abb. 1 angedeutet wird, liegt nicht vor.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß die Trachea, die die rechte Seite des Aedoeagus versorgt, auf der linken Körperseite entspringt; die Trachea, die die linke Seite des Aedoeagus versorgt, entspringt hingegen auf der rechten Körperseite.

Zudem beschreiben die linke Haupt-Trachea des Aedoeagus sowie der Ductus ejaculatorius im Ruhezustand des Aedoeagus einen Kreisbogen von nahezu 180° im Uhrzeigersinn [von 9 Uhr (ApodPhb) bis 3 Uhr (Ansatz auf der rechten Körperseite); von caudal betrachtet]. Wird der Aedoeagus ausgefahren, rotiert er um 90° im Gegenuhrzeigersinn um seine Längsachse, um von der Ruhelage in Kopulationsstellung zu kommen. Da die Ansatzstellen von Trachea und Ductus auf der rechten Körperseite nicht mitrotieren, wird dabei der Kreisbogen, den Trachea und Ductus beschreiben, auf 240° vergrößert [von 6 Uhr (ApodPhb) bis 3 Uhr]. Gründe der Materialersparnis sprächen eher für einen Verlauf von Trachea und Ductus über die rechte Seite der Phallobasis zur rechten Körperseite, weil in diesem Falle deren Wegstrecke bei ausgefahrenem Aedoeagus um zwei Drittel kürzer wäre. Da diese materialsparende Konstruktion nicht vorliegt, ist anzunehmen, daß hier historisch bedingte, konstruktive Vorgaben eine ökonomische Ausprägung verhindern („historical/phylogenetic constraints" sensu REIF et alii, 1985: 239). Unter Berücksichtigung

---

[7]) Als Referenz für die Bestimmung der Seiten verwende ich, wie auch bei der Besprechung der Muskulatur, die Lageverhältnisse beim ausgefahrenen Aedoeagus. Die linke Haupt-Trachea versorgt die Muskulatur der linken Seite des Aedoeagus, die rechte Haupt-Trachea die der rechten Seite.

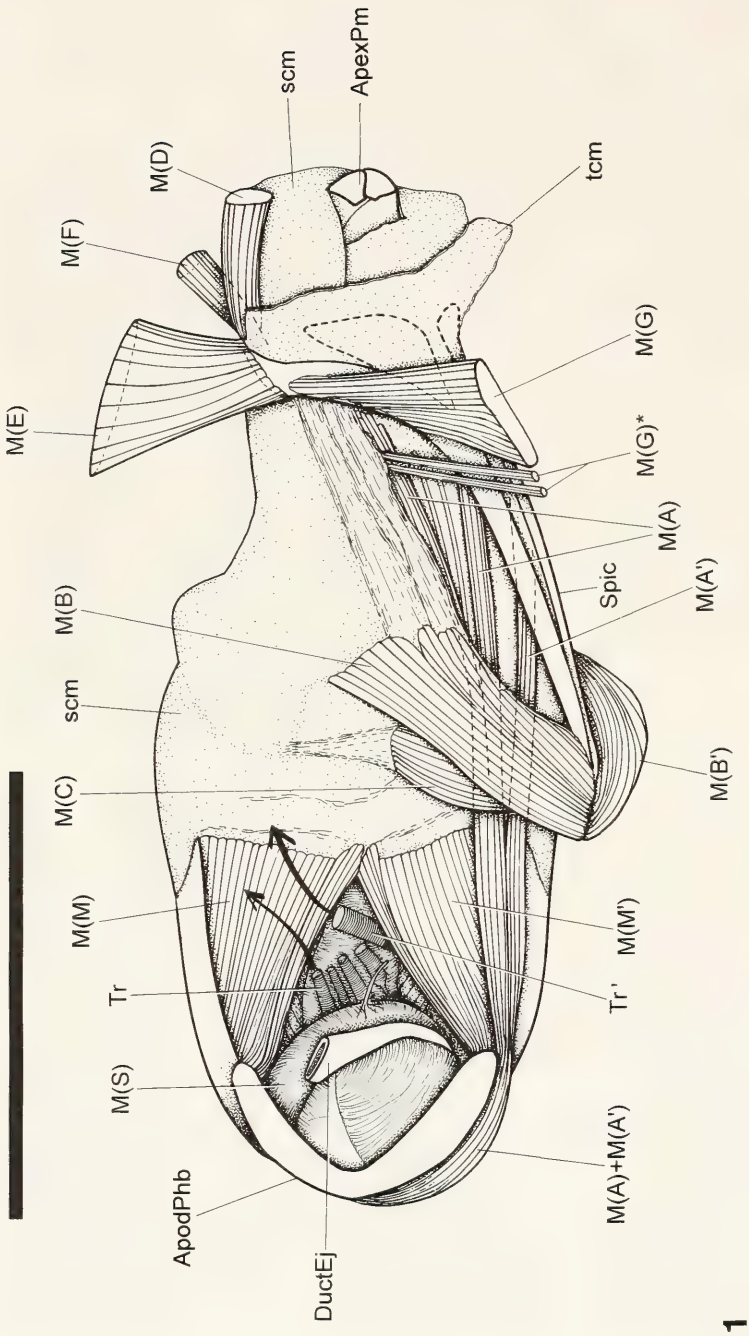


Abb. 1. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Aedoeagus in Ruhestellung, von lateral (links); Ventralseite des Aedoeagus dem Betrachter zugekehrt, das Spiculum gastrale liegt ventral. M(F) ist von der Insertion abpräpariert. Die Pfeile bezeichnen den Verlauf der beiden Haupt-Tracheen des Aedoeagus. Zwischen linker und rechter Haupt-Trachea (Tr, Tr') sind drei weitere Tracheen eingezeichnet, die aus den Haupt-Tracheen entspringen oder in diese münden. Maßstab Abb. 1–14: 5 mm. – Aedeagus at rest, in lateral view (left); ventral side of aedeagus shows to the viewer, position of spiculum gastrale is ventral. M(F) is cut off from insertion. Arrows show the direction of the aedeagal main tracheae. Between the main tracheae (Tr, Tr') there are three minor tracheae which are branches of the main ones. Scale bar figs. 1–14: 5 mm.

der kreuzweisen trachealen Versorgung des Aedoeagus läßt sich schließen, daß die Dorsalseite des ausgefahrenen Aedoeagus wahrscheinlich phylogenetisch die Ventralseite darstellt: Der Aedoeagus vollzog im Verlauf der Evolution eine 180°-Drehung im Gegenuhrzeigersinn um seine Längsachse, die sich noch im Verlauf von Tracheen und Ductus zeigt, weil deren distale Ansatzpunkte (Tracheensystem und Hoden) die Rotation nicht mitvollzogen haben. Für die Rotation des männlichen Kopulationsapparates um seine Längsachse während der Evolution (bzw. Ontogenese) führte JEANNEL (1955: 91) den Terminus „retournement" ein.

P h y l o g e n i e : In der Literatur dokumentierte Befunde weisen auf ähnliche morphologische Verhältnisse in mehreren Gruppen der Coleoptera und sogar in anderen Ordnungen der Holometabola hin. Rotationen der männlichen ektodermalen Genitalien finden wir bei Coleoptera, Hymenoptera, Heteroptera und Diptera (MATSUDA 1976: 5). Bei den Diptera unterliegen jedoch auch die apikalen Abdominalsegmente der Torsion. Die transversale Rotation beim ausgefahrenen Aedoeagus der Coleoptera um mindestens 180° findet man bei nahezu allen Adephaga außer bei den Gyrinidae [BEUTEL & ROUGHLEY 1988: 390f; DEUVE 1993: 87f; HEBERDEY 1928: 550, sogar 225° bei *Hydroporus ferrugineus* (Dytiscidae)]. Die Gyrinidae bilden das mutmaßliche Adelphotaxon von allen übrigen Adephaga (BEUTEL 1993). Unter den Polyphaga wurden „retournements" festgestellt bei den Staphylinoidea (Silphidae, Staphylinidae, Pselaphidae, Scydmaenidae; JEANNEL & PAULIAN 1944: 75; JEANNEL 1955: 91; PAULIAN 1988: 64)[8]), Tenebrionoidea (Tenebrionidae; KERSCHNER 1913: 363) und den Chrysomeloidea [Cerambycidae und Chrysomelidae (inkl. Bruchinae, cf. SCHMITT 1989); VERMA 1994]. Innerhalb der Lamellicornia wurde bisher lediglich bei den Passalidae auf Grund des gewundenen Verlaufes des Ductus ejaculatorius („canal deferente") eine Rotation um 180° postuliert, die sowohl in Ruhelage als auch bei ausgefahrenem Aedoeagus gleichermaßen vorliegt (BÜRNHEIM 1978: 10). Trotz recht genauer anatomischer Untersuchungen (MENEES 1963; HIEKE 1966), wurde bei den Scarabaeoidea s.str. (Lamellicornia ohne Lucanoidea/Passalidae) bisher kein „retournement" beschrieben. Allein eine Zeichnung von HARDY (1981: 69) hält den gewundenen Verlauf des Ductus ejaculatorius fest. HIEKES (1966: 154; 1971) Hypothese, das ventral gelegene Spiculum gastrale (bzw. dessen cranialer, Y-förmiger Teil) sei ein Derivat der Tergalapodeme, ist kein Hinweis für ein retournement, wie dies etwa D'HOTMAN & SCHOLTZ (1990: 5) irrtümlich annehmen. Nach HIEKE (1966: 158) wandern die beiden lateralen Tergalapodeme ventrad und verschmelzen dann ventrocranial. Deren ventrale Position ist nicht durch eine Rotation bedingt. Das d o r s a l gelegene Spiculum bei Trogidae (D'HOTMAN & SCHOLTZ 1990: 5) ist eine konvergente Reduktion der Genitalkapsel, wenn hier kein „retournement" des Aedoeagus nachgewiesen werden wird.

Selten wird die Richtung der Torsion angegeben. Bei *Hydroporus* (Dytiscidae; HEBERDEY 1928: 550) und Passalidae (BÜRNHEIM 1978: 10) erfolgt die Drehung im Uhrzeigersinn, also bezüglich *Melolontha* und *Amphimallon* in der Gegenrichtung.

---

[8]) BEUTEL & ROUGHLEY (1988: 391), die sich nur auf die älteste der genannten Quellen beziehen, gehen davon aus, daß bei den genannten Staphylinoidea nur ein „déversement" ausgeprägt ist, das heißt daß bei ausgefahrenem Aedoeagus keine Torsion vorliegt. Aus der genannten neueren Literatur läßt sich, trotz mangelhafter Beschreibung, entnehmen, daß auf Grund von Chiasmata der Tracheen in Ruheposition auch bei diesen Taxa durchaus ein echtes „retournement" zu finden ist.

Das „retournement" bei den Chrysomelidae erfolgt zumeist ebenfalls im Uhrzeigersinn, kann jedoch intraspezifisch variieren (VERMA 1994: 356). Diese intraspezifische Variabilität zeigt an, daß der Richtung des „retournement" auf Grund der hohen Konvergenzwahrscheinlichkeit als konstitutivem Merkmal nur geringe Bedeutung zugemessen werden darf, zumal die spiegelbildliche Änderung der Links-Rechts-Polarität durch einzelne Mutationen hervorgerufen werden können (YOKOYAMA et alii 1993).

Bei *Galerucella* (Chrysomelidae) und wohl auch bei Carabidae wird die Torsion gegen Ende der Puppen-Phase vollzogen (VERMA 1969: 182; JEANNEL 1955: 102), bei *Tenebrio molitor* (Tenebrionidae) „bei oder nach dem Ausschlüpfen" (KERSCHNER 1913: 360), bei *Aspidomorpha* (Chrysomelidae) hingegen erst 132 h bis 144 h nach dem Schlüpfen der Imago (VERMA & KUMAR 1972: 712), das heißt die Morphogenese des männlichen Kopulationsapparates unterliegt heterochronen Modifikationen. Zu welchem Zeitpunkt der Ontogenese die Torsion bei den Lamellicornia erfolgt, ist nicht bekannt.

Da sich bei der Copula der meisten Coleoptera das Männchen um 180° in der Längsachse gedreht zum Weibchen befindet (Abb. 16), kann die Torsion der männlichen Kopulationsorgane um 180° als Anpassung an diese Stellung betrachtet werden (cf. JEANNEL 1955: 92f), wenn wir willkürlich annehmen, daß der Vorfahr zumindest der Coleoptera ursprünglich in caudal-caudaler Stellung und gleicher dorsoventraler Ausrichtung der Partner kopulierte, wie wir es bei mehreren Käfer-Familien vorfinden [Cantharidae, Lampyridae, Cryptophagidae, Scydmaenidae, Meloidae, Bostrychidae, Latridiidae part.; GADEAU DE KERVILLE 1900: 104; WING 1985: 628; PAULIAN 1988: 277; RÜCKER 1994: 60; ebenso, aber „Bauch an Bauch" bei *Corticaria fulva* (Latridiidae), RÜCKER 1994: 61]. Es ist jedoch nicht bekannt, ob bei Arten dieser Kopulationsstellung ein „retournement" fehlt.

Das „retournement" bedingt erhebliche Umkonstruktionen des männlichen Kopulationsapparates sowie drastische Veränderungen des Kopulationsverhaltens. Eine mögliche intermediäre Kopulationsstellung findet sich zu Anfang der Paarung bei *Hylecoetus dermestoides* (Lymexylidae) (LYNGNES 1956): Das Männchen nähert sich seitlich von links dem Weibchen und penetriert in dieser seitlichen Position. Der Aedoeagus liegt bei dieser Species um 90° nach links gekippt. Nach Ansicht von BAEHR (1976) und MACHATSCHKE (1962) haben sich bei den Lymexyloidea mehrere Plesiomorphien erhalten, die bei den übrigen Coleoptera verschwunden sind und auf eine frühe Abzweigung dieser Gruppe hindeuten. Zumindest ist eine frühe Abzweigung innerhalb der Cucujiformia anzunehmen (cf. LAWRENCE & BRITTON 1991: 644), so daß auch die Kopulationsstellung ursprünglich sein könnte.

Die komplexen notwendigen Umgestaltungen verringern die Konvergenzwahrscheinlichkeit von „retournements". Da jedoch die Lageverhältnisse des Aedoeagus nur in sehr wenigen Gruppen untersucht sind und zudem Korrelationen zwischen Kopulationsstellung und Torsion des Aedoeagus unbekannt sind, kann das „retournement" phylogenetisch nicht interpretiert werden, zumal auch keine phylogenetische Analyse der Polyphaga existiert. Vor allem jedoch muß geklärt werden, ob bereits bei den frühest abgezweigten Taxa der Lamellicornia eine Torsion vorlag. D'HOTMAN & SCHOLTZ (1990: 5) stellen fest: „In the more primitive scarabaeoids [ohne nähere Definition], the large ventral plate of the genital capsule corresponds to the well sclerotized, convex aspect of the aedeagus." Bei *Melolontha*, bei der das „retournement" vorliegt, liegt (im ausgefahrenen Zustand) die konkave Seite des

Aedoeagus ventral. Dies könnte darauf hindeuten, daß im Grundplan der Lamellicornia noch keine Torsion vorlag.

Als sekundäre Anpassung an die Krümmung des Aedoeagus kann dieser in Ruhe auf der Seite liegend platzsparend gelagert werden („déversement"). Dies ist der Regelfall bei den Adephaga (exkl. Gyrinidae) und wurde auch beschrieben bei manchen Staphylinidae (cf. Peschke 1978: 168; aber: Paulian 1988: 64), Cucujiformia (Meloidae, Gupta 1966: 741, 744; Languriidae, Erotylidae, Zia 1936: 324; Cryptophagidae, Evans 1962: 388; Coccinellidae, Klemm 1929: 238; Chrysomelidae, Harnisch 1915: 39 und 31, Abb. 26; Verma 1994: 355; aber: Zia 1936: 324; Scolytidae, Kaston 1936: 633) und nicht zuletzt bei Scarabaeoidea: Bei *Heteronychus arator* (Johannesson 1975: 16), *Xylotrupes dichotomus* (Dynastinae) (Mao 1935: 307), *Melolontha melolontha* (s.o.; cf. Yung 1889–1894: 173), *Costelytra zealandica* (Stringer 1990: 329), *Anomala ausonia* (Lupo 1947: 217, Abb. XLIX,1), *Amphimallon majale* (Melolonthinae) (Menees 1963: 33) liegt der Aedoeagus auf seiner rechten Seite oder zumindest nach rechts geneigt, bei *Coprophanaeus lancifer* (Coprinae) (Edmonds 1974: 268) und *Ochodaeus solskyi* (Ochodaeinae) (Iablokoff-Khnzorian 1977: 164) auf seiner linken Seite, bei *Geotrupes stercorosus* (Geotrupinae) ist er um 45° nach links geneigt (Hieke 1966: 57). Die Befunde bei *Harpalus* (Carabidae, Hieke 1966: 163), den Chrysomelidae und *Melolontha* zeigen, daß die Seitenlage durch eine Drehung des Aedoeagus um bis zu 90° um die Längsachse in Gegenrichtung des „retournement" erreicht wird. Daher liegt das vollständige „retournement" in diesen Fällen nur beim ausgefahrenen Aedoeagus vor (cf. Verma 1969: 187).

Die Seitenlagerung des Aedoeagus im Abdomen ist die Konsequenz der Längs-Krümmung des Aedoeagus, die wiederum durch die Kopulationsstellung und den vorteilhaften Penetrationswinkel bedingt wird. Stellung und Winkel der Kopulation unterscheiden sich jedoch vielfach bei Arten innerhalb einer nahen Verwandschaftsgruppe.

Für das „déversement" sind nur relativ geringe Umkonstruktionen notwendig: a) die Vergrößerung der Membranfläche der Genitaltasche, die Spielraum für die Torsion des Aedoeagus bietet und b) der Funktionswechsel zweier Muskelpaare zu antagonistischen Rotatoren, die die Seitenlage herbeiführen und wieder aufheben können [bei *Melolontha*: M(B)/(B'), M(C)/(C'), cf. Kapitel 8.3.1.].

Funktionelle Bedingtheit und geringe Komplexität der notwendigen Umkonstruktion weisen auf eine hohe Konvergenzwahrscheinlichkeit des „déversement" hin, die sich in der Ausprägung in vielen Taxa der Coleoptera manifestiert. Die Seitenlage des Aedoeagus trägt nichts zur Klärung der Verwandschaft der Lamellicornia bei.

6.3.1. Phallobasis und Phallobasalapodem

S y n .: Phallobasis: *plaque basale* (Boas 1893). – Phallobasalapodem: *son prolongement antérieur* (Boas 1893).

Als Phallobasis wird der unpaare, craniale Teil des Tegmen bezeichnet, an dem caudal die Parameren gelenken. Sie setzt sich aus der eigentlichen, caudal gelegenen Phallobasis und dem cranialen Phallobasalapodem zusammen (Abb. 26). Als Phallobasalapodem wird der Phallobasalbereich cranial des Ansatzes der sem bezeichnet (Abb. 8, 9, 26, 44: ApodPhb). Im vorliegenden Fall umfaßt es ungefähr zwei Drittel der Länge der Phallobasis.

6.3.2. Parameren

S y n .: *Phallobasis + parameres* (Snodgrass 1935).

Die paarigen Parameren umschließen röhrenförmig den Endophallus (Abb. 4: Endophallus eingeschlossen von M(R)/(R)*; Abb. 48). Ventrocranial sind sie durch die scm verbunden (Abb. 26: scm). Ventrocaudal bilden sie schwächer sklerotisierte Platten aus, die ventralen Laminae der Parameren (Abb. 31, 48: LPm; in Abb. 32 entfernt), die innen durch den ventrobasalen Teil (äußere Lage) der first connecting membrane verbunden sind (Abb. 31, 48: fcm). Dorsocaudal sind die Parameren durch den dorsobasalen Teil (äußere Lage) der fcm verbunden (Abb. 25–26, 35, 48: fcm). Sie stellen also bei *Melolontha* das sklerotisierte Zwischenstück zwischen Phallobasis und Endophallus dar (cf. Hieke 1966: 160 (Abb. 120); dieser bezeichnet die Parameren als Bestandteile der phallobasalen Membran).

Unter den ventralen, basalen Auslappungen der Parameren befindet sich, lateral des Endophallus, ein von Muskeln freier Raum, der mit mehreren großen Luftsäcken gefüllt ist. Die Bemerkung Landas (1960a: 310), im Penis (= Aedoeagus) befänden sich keine Luftsäcke, trifft in dieser Generalisierung nicht zu.

F u n k t i o n : Die Parameren dringen während der Kopulation in die Vagina bis zum Ductus bursae ein. Sie führen damit den ausstülpbaren Teil des Endophallus an die Stelle heran, an der er sich ohne Widerstand entfalten und die Spermatophoren-Substanz übertragen kann. Form der Paramerenspitze ist angepaßt an das Einhaken am Pygidialprocessus des Weibchens, das Eindringen in den Kloakenraum des Weibchens und das Verankern in einer Falte der Vagina bei der Spermatophorenübertragung (cf. Kapitel 4.1. und 9.1.).

6.3.3. First connecting membrane

S y n .: *phallotheca* (Landa 1960a).

Die „first connecting membrane" (fcm) verbindet röhrenförmig das Tegmen mit dem Endophallus. Sie entspringt

– a) ventral: caudal an den proximalen Rändern der Laminae der Parameren (Abb. 27: fcm, der caudale Anschnitt liegt hier direkt an der Knickstelle der fcm; Abb. 31: fcm, hier ist die äußere Lage der fcm zu sehen; die fcm knickt caudal zwischen den Apices der Parameren nach innen cranialwärts um, um in den Endophallus überzugehen; Abb. 44: or fcm),

– b) dorsal an den Innenseiten der Parameren (Abb. 48: fcm); die zwischen den Parameren liegende Membran biegt caudal um (Abb. 35: fcm, hier ist die innere Lage des dorsalen Teils der fcm zu sehen). Sie bildet zusammen mit dem ventralen Teil eine Röhre, die vom Musculus endophallicus (Abb. 35: fcm + M(R)/(R)*) umschlossen wird. Die fcm ist in diesem Bereich sehr dünn ausgeprägt.

6.3.4. Der Endophallus und seine Sklerite

S y n .: *Ruthenblase* (Stein 1847); *aedeagus + vesica* (Snodgrass 1935); *aedeagus + endophallus/copulatory sac* (Landa 1960a). – Proximales Sklerit: *filets de la verge* (Straus-Durckheim 1828; Boas 1893); *temones* (D'Hotman & Scholtz 1990a, b).

Caudal anschließend an den Ductus ejaculatorius liegt, in Ruhe umschlossen vom Tegmen, der Endophallus, ein im Apikalbereich ausstülpbarer, doppelwandiger Tubus mit zwei paarigen Skleriten und einem geschlossenen Raum zwischen den beiden membranösen Wandungen, dem Cavum endophalli (Abb. 44–48: CavEph).

Durch seine apikale Öffnung, das Orificium endophalli (Gonotrema, sekundäre Geschlechtsöffnung) wird die Spermatophore freigegeben. Die Lage des (primären) Gonoporus ist wegen der undeutlichen Abgrenzung von Ductus ejaculatorius und Endophallus nicht zu erkennen.

Der Endophallus ist im Ruhezustand zweifach teleskopartig eingezogen; im Apikalbereich liegen zusätzliche Einfaltungen vor (Abb. 44). Ausgestülpt schmiegt er sich an die Innenwand der Bursa copulatrix und des Ductus bursae an (Abb. 45). Die von Nonveiller (1965: 14, Abb. 2b) gezeichnete Umrißform, die einen aus zwei Blasen bestehenden Sack andeutet, wird während der Kopulation und damit in vivo nicht ausgeprägt.

Der ausstülpbare Teil des Endophallus ist auf seiner Außenseite wie auch auf der dem Lumen zugewandten Seite bedeckt von dünnen, je nach Lage unterschiedlich ausgeprägten, mikroskopisch kleinen Stacheln (Boas 1893: 251; Landa 1960a: 300, Abb. 2). Die Endophallus-Membran enthält im Bereich um das Orificium (Gonotrema) Drüsenzellen (Abb. 22: Gl; Boas 1893: 252; Landa 1960a: 303 + Abb. 6), die in Ruhelage von M(S) und einer Membranlage bedeckt sind (Abb. 7: Gl). Landa (l.c.) nimmt an, daß vor oder während der Einbringung der Spermatophore die Innenseite der ausgestülpten Endophallus-Blase mit Sekret aus diesen Drüsen bedeckt wird, wie auch schon Boas (l.c.: 253) vermutet hatte.

Im Bereich des Endophallus finden wir bei *Melolontha* zwei paarige Sklerite:

– a) Basal liegt eine den Endophallus umgreifende, glatte und kahle Spange, die ventroapikal verwachsen ist (Abb. 5, 44–47: pEphScl). Sie wird bei allen Taxa der Lamellicornia als „Temones" bezeichnet (D'Hotman & Scholz 1990a, b). Da die vielfältigen Endophallus-Sklerite bei den Lamellicornia bisher nicht zufriedenstellend phylogenetisch und funktionell untersucht wurden, die Homologisierung daher unsicher ist, bezeichne ich die „Temones" bei *Melolontha* im folgenden neutral als proximales Endophallus-Sklerit.

– b) Lateral am ausgestülpten Teil des Endophallus, der sich während der Kopulation im Bereich des Ductus bursae befindet, liegt auf jeder Seite ein abgerundet rautenförmiges, fein gerunzeltes, kahles Sklerit, das apikale Endophallus-Sklerit (Abb. 21–22, 47: aEphScl), das von cranialwärts ausgerichteten, mikroskopisch kleinen Stacheln bedeckt ist (Boas 1893: 252; Landa 1960a: 300, Taf. 1: Abb. 3). In Ruhelage liegt seine Oberfläche nach innen gekehrt und wird daher von der inneren Endophallus-Membran, der es aufliegt, sowie von der äußeren Endophallus-Membran bedeckt (Abb. 5, 47: aEphScl).

7. Morphologie des weiblichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* (Sklerite, Membranen und Drüsen)

Der weibliche Kopulationsapparat besteht aus einem membranös-muskulösen, longitudinalen Schlauch zwischen Kloake und Mündung des Oviductus communis. Er besitzt vier kleine, nur membranös verbundene Sklerite. Am Ende des Schlauchs befindet sich eine stark erweiterbare, strumpfförmige, dorsale Aussackung, die Bursa copulatrix, die die Spermatophore aufnimmt (Abb. 10, 20: BuCop). An deren Basis mündet das Receptaculum seminis (Abb. 20: RecSem), in dem sich die Spermatozyten zwischen Insemination und Befruchtung aufhalten.

7.1. Vagina und Cloaca mit Treffpunkten 1 und 2

Syn.: Cloaca: *genital cavity* (EBERHARD 1992).

Der longitudinale Schlauch zwischen Kloake und Ovidukt wird von der Vagina gebildet, deren membranöse Intima mikroskopisch kleine Stacheln und Rippen („spines and carinae", LANDA 1960a: 300) trägt. Das caudale Ende der Vagina wird durch die ventralen Vaginalpalpen angezeigt. Zwischen diesen liegt die Vulva, der Öffnungsbereich der Vagina. Die ventralen Vaginalpalpen zeigen im Ruhezustand mit ihrer Außenseite caudalwärts in die Kloakenkammer (Genitoanalkammer) und liegen beiderseits der Vulva (ähnlich wie auf Abb. 6 in EBERHARD 1993b: 33). Die craniale Begrenzung der Kloakenkammer bilden Vulva und Kloaken-Membran, die caudale Begrenzung die Innenseite des Urits viii.

Bei ausgestülptem Ovipositor bleibt die längskontrahierte Vagina im Körper (Abb. 38–40). Während der Penetration durch den männlichen Aedoeagus wird die Vagina craniad in die Leibeshöhle des Weibchens hineingeschoben, ebenso die caudal der Vulva gelegene Cloaca (Kloake). Diese bildet während der Kopulation funktionell den caudalen Teil der Vagina (Abb. 20, 23, 28–29: Clo), indem sie die caudale Verlängerung des kurzen Vaginalschlauches formt. In diesem Bereich der Kloaken-Membran befinden sich lateral und dorsolateral zwei Treffpunkte mehrerer Muskeln. Am „Treffpunkt 1" entspringen die Muskeln a, b, c, f und h, und es inserieren hier die Muskeln d und e (Abb. 10, 20, 41). Am dorsal des Treffpunktes 1 gelegenen „Treffpunkt 2" entspringen die Muskeln j und k, und es inserieren hier die Muskeln f, i und l (Abb. 10, 20, 41).

7.2. Glandulae accessoriae

Syn.: *glande vulvaire* (STRAUS-DURCKHEIM 1828); *Kittdrüsen* (SCHWERDTFEGER 1928); *colleterial glands* (HOYT et alii 1971; LAWRENCE & BRITTON 1991); *Glandulae sebaceae* (WEIDNER 1982).

Am caudalen Ende der Vagina befindet sich beiderseits lateral eine Glandula accessoria, deren kurzer Ductus unter den ventralen Vaginalpalpen in die Kloake lateral der Vulva mündet. Bei den untersuchten, fixierten Individuen waren die Glandulae mit einer dunklen, festen Substanz gefüllt (Abb. 30: GlAcc, nur bei der rechten Drüse dargestellt). STRINGER (1988: 524) berichtet, daß bei *Costelytra zealandica* der Inhalt der Glandulae bei jungen Weibchen kremig weiß sei, bei alten hingegen „almost solid when darker coloured". Da STRINGER frisch getötete Individuen untersuchte, sind folglich dunkle Färbung und Festigkeit nicht durch die Fixierung bedingt.

Bei eingeführtem Aedoeagus werden die ventralen Vaginalpalpen gegen die Innenwand der Vagina gedrückt und verschließen somit die Mündung des Ductus glandulae accessoriae. Bei ausgestülpter Kloake befinden sich die Drüsen innen am caudalen Ende des Ovipositors (Abb. 41: GlAcc; cf. ZAMOTAILOV 1988: 62).

Funktion: Der Ovipositor unbegatteter Weibchen von *Miltotrogus aequinoctialis* (Herbst) (Melolonthinae) (ZAMOTAILOV 1988: 62) und von *Cotinis nitida* (L.) (Cetoniinae) (DOMEK & JOHNSON 1987: 265) wirkt anziehend auf Männchen. ZAMOTAILOV (l.c.) konnte beobachten, daß sich Männchen von unbegatteten Weibchen nicht anlocken lassen, wenn diesen die Kloaken-Membran einschließlich der akzessorischen Drüsen entfernt wurden. Daraus schließt er, daß bei den Scarabaeoidea die Glandulae accessoriae Sexualpheromone produzieren und dispergieren.

Paarungsbereite Weibchen von *M. aequinoctialis* sitzen auf dem Boden, strecken das Abdomen soweit wie möglich in die Höhe, stülpen die Kloake aus und warten in

dieser Stellung, mit kurzen Unterbrechungen, während der gesamten Aktivitätszeit auf einen Kopulationspartner (NONVEILLER 1958: 176 [Photo], 180; IVAŠČENKO et alii 1972; ZAMOTAILOV 1988: 61). TRAVIS (1939: 691) konnte bei *Phyllophaga lanceolata* (Say) zeigen, daß erst bei ausgestülpter Kloake Sexualpheromone dispergiert werden. Bei eingestülpter Kloake zeigen die Männchen keine Reaktion auf in unmittelbarer Nähe verweilende Weibchen. Auch bei *Amphimallon solstitiale* (L.) (ZAMOTAILOV 1988: 62), *Holotrichia consanguinea* Blanch. (MAHAL et alii 1991: 28) und *Holotrichia parallela* (Motsch.) (LEAL et alii 1992: 184; LEAL et alii 1993: 1382f, Abb. 1) (alle: Melolonthinae: Rhizotrogini) stülpt das Weibchen zum Zwecke der Anlockung von Geschlechtspartnern die Kloake mit den Glandulae accessoriae aus. Nach HOYT et alii (1971: 472) produzieren bei *Costelytra zealandica* (White) Bakterien in den Glandulae accessoriae Sexualpheromone. LEAL et alii (1992) wuschen die ausgestülpte Kloake [nur diese?] von *Holotrichia parallela*, die sie unpräzise „abdominal gland" oder „abdominal tips" benennen, mit polaren Lösungsmitteln (Ether, Dichlormethan) und konnten so einen Sexuallockstoff gewinnen. All diese Befunde untermauern ZAMOTAILOVs Hypothese.

Nach ROBERTS (in BARTON BROWNE & GILBY 1967: 13), JACOBSON (1965: 25, 37; 1972: 16) und BESTMANN & VOSTROWSKY (1988: 137) wurden auch bei der Gattung *Melolontha* Sexualpheromone nachgewiesen. Vermutlich gründen sich diese Angaben ausschließlich auf die Versuche des Erlanger Anatomen HAUSER (1880), der zeigen konnte, daß die Kopulationsrate bei *Melolontha* stark abnimmt, wenn den Männchen die Antennen entfernt wurden. Dies kann durch die verminderte Rezeptionsfähigkeit der behandelten Männchen erklärt werden, doch stellt die Entfernung der Antennen einen Streßfaktor dar, der allein schon den Kopulationstrieb der Männchen herabsetzen könnte. Spätere Untersuchungen über Sexualpheromone bei *Melolontha* wurden nicht publiziert. Ebenso liegen bisher keine Beobachtungen darüber vor, ob das Weibchen von *Melolontha* die Kloake zur Dispergierung von Sexualpheromonen ausstülpt. ZAMOTAILOV (1988: 63) gar bezweifelt die Existenz von Sexualpheromonen bei *Melolontha pectoralis*, da die Männchen dieser Species Kopulationsversuche bei Partnern beiderlei Geschlechts unternehmen und nicht nur bei unbegatteten Weibchen. Derartiges Verhalten ist jedoch auch bei Arten zu beobachten, bei denen Fernanlockung von Männchen durch weibliche Sexualpheromone belegt ist und weist nur auf die geringe Bedeutung dieser Substanzen im Nahbereich hin (ALLSOPP 1993; ALLSOPP & MORGAN 1991).

Während der Eiablage, so berichten HOYT et alii (1971: 472) von *Costelytra zealandica*, werden die in die Kloake mündenden Drüsen komprimiert und bedecken die Eier mit Sekret unbekannter Funktion. „Other distortions of the female abdomen also tend to squeeze the glands". Bei Vertretern der Familien Anobiidae, Cerambycidae und Chrysomelidae (CROWSON 1981: 526f) werden in paarigen Aussackungen des Ovipositors, die den Glandulae accessoriae homolog sein könnten, Endosymbionten auf die Eischale übertragen. Die Larven fressen die Eischalen und werden so mit den lebenswichtigen Symbionten versorgt. Bei *Melolontha* indes vermischt das Weibchen die Eigelege mit Kot. Die Eier selbst sind nicht mit symbiontenhaltigem Sekret beschmiert (TIPPMANN 1964: 62ff, nur Sichtbeobachtung). Die frisch geschlüpften Larven nehmen die Endosymbionten mutmaßlich mit dem Kot der Mutter auf, so daß hier die Glandulae accessoriae an der Symbionten-Übertragung wohl nicht beteiligt sind.

7.3. Palpi vaginales

Syn.: *hemisterna* (Eberhard 1993a, b).

Betrachten wir die Kopulationsorgane verschiedener Gattungen der Melolonthinae sowie verwandter Unterfamilien innerhalb des Orphninae-Valginae Clade (cf. Fußnote 5), so finden wir zumeist zwei dorsale und zwei ventrale Paare von Vaginalpalpen (Palpi vaginales) (cf. Krell 1992: 348). Beim weiblichen Kopulationsapparat von *Melolontha* sind die Sklerite weitgehend reduziert. Nur noch ein Vaginalpalpen-Paar ist regulär, ein weiteres ist rudimentär ausgeprägt. Zudem finden sich zwei paarige laterale Borstenfelder (Abb. 38–39).

Ventrale Vaginalpalpen

In Ruhe bilden die ventralen Vaginalpalpen einen Teil der cranialen Wand des Kloakenraums. Sie sind distal (in Ruhe und bei Ausstülpung, Abb. 39: vPaVag) bzw. ventral und caudal (in Copula, Abb. 23: vPaVag), das heißt auf der der Vulva abgewandten Seite mit der Vagina verwachsen. Der beborstete, der Vulva zugewandte Bereich, liegt frei plattenförmig der Kloaken-Membran auf. Unter dieser Platte befindet sich die Mündung des Ductus glandulae accessoriae. Auf der Gegenseite der Kloaken-Membran entspringt im Bereich des dorsalen Randes des Vaginalpalpus der M. cloaca-palpalisvaginalis [Abb. 24: M(c)].

Dorsale Vaginalpalpen

Die paarigen, dorsalen Vaginalpalpen sind zu kleinen, langezogenen Skleriten reduziert. Die Reduktion ist bei verschiedenen Individuen unterschiedlich stark ausgeprägt. Die Sklerite sind entweder ventral mit der Membran verwachsen und stehen dorsal von der Membran ab, oder sie sind vollständig in die Membran integriert und unscharf begrenzt. Am Dorsalrand tragen sie jeweils eine lange, kräftige Borste (Abb. 38–39: dPaVag) oder viele kleinere Borsten (Abb. 23: dPaVag). An der Proximalseite der dorsalen Vaginalpalpen setzen keine Muskeln an (Abb. 41).

Laterale Borstenfelder

Im Dorsolateralbereich der Kloaken-Membran befinden sich jederseits zwei nicht sklerotisierte Borstenfelder (Abb. 38–39: B). Es existiert keine mit den Borstenfeldern assoziierte Muskulatur.

Die Homologie dieser Borstenfelder innerhalb der „pleurosticten" Scarabaeidae (Orphninae-Valginae Clade) konnte bisher nicht geklärt werden. Da jedoch im Grundplan dieser Gruppe vier paarige Vaginalpalpen anzunehmen sind, ist zu vermuten, daß sie Derivate reduzierter Vaginalpalpen darstellen.

7.4. Bursa copulatrix

Syn.: *grand vésicule vaginale + son canal excréteur* (Straus-Durckheim 1828); *spermatophore sac + spermatophore sac duct* (Eberhard 1992, 1993b); *bursa sac + bursa sac duct* (Eberhard 1993a).

Die Bursa copulatrix ist eine dorsocraniale, schlauchförmige, blind endende Aussackung der Vagina (Abb. 17–20, 45: BuCop). Nach Einbringung der ersten Spermatophore erweitert sich der Endbereich der Bursa, so daß man diesen als Corpus bursae vom Ductus bursae abgrenzen kann.

Die Bursa copulatrix weist keine Sklerite auf. Manchmal finden sich jedoch auf der Innenseite des Ductus kleine, unregelmäßige, sekundär sklerotisierte Flecken, wie wir sie häufig in membranösen Bereichen des Insektenskelets antreffen. Die

Bursa besteht aus einer inneren, dickeren, kutikulären Lage und einer aufliegenden, dünnen Ringmuskellage. Deren Muskelfasern weisen zwar eine Vorzugsrichtung auf, doch finden sich überall einzelne Fasern abweichender Richtung [Abb. 19, 28: BuCop/M(t)].

Funktion: Die Bursa copulatrix dient der Aufnahme des Endophallus mit der Spermatophoren-Substanz, sowie der Formgebung und späteren Resorption der Spermatophoren.

7.5. Receptaculum seminis

Syn.: *petite vésicule vaginale* (part.) (Straus-Durckheim 1828); *Samenkapsel* (Stein 1847); *spermatheca* (Stringer 1988; Lawrence & Britton 1991; Eberhard 1992, 1993a,b).

Das Receptaculum seminis (Abb. 10, 17: RecSem) besteht aus einem apikalen, gebogenen Corpus, einem basalen, dünnen Ductus und einer Anhangsdrüse, die im folgenden Kapitel besprochen wird. Das Corpus ist schwach sklerotisiert (transparent), elastisch und von einem Epithel überzogen. Seine Krümmung wird durch Kontraktion des longitudinalen Musculus receptaculi seminis [M(u)] verstärkt. M(u) geht in einigen Fasern in den M. vaginalis cranialis [M(s)] über [siehe Abb. 17–20: M(u)]. Der Ductus receptaculi zieht durch die mächtige Lage des Musculus vaginalis cranialis [M(s)] und mündet als zarter Schlauch dorsomedian, cranial des Ductus bursae in den Mündungsbereich des Oviductus, jedoch nicht direkt, sondern über einen muskulösen Vorhof („pouch for neck of spermatophore", Eberhard 1993b). Erst dieser Vorhof mündet in den Grenzbereich von Oviductus und Vagina.

Nach Matsuda (1976: 98) und Weidner (1982: 236) liegt bei den Insecta das „Receptaculum seminis [. . .] immer unmittelbar hinter dem primären Gonoporus und zeigt dadurch die Grenze zwischen Oviductus communis und Vagina bzw. Genitalkammer an". Auch bei *Melolontha* ist diese Lagebeziehung gegeben.

Funktion: Kurz nachdem die erste Spermatophore in die Bursa eingebracht wurde, wandern die Spermatozoen von der Bursa in das Receptaculum seminis (Landa 1960b: 356; 1960c: 113f), wo sie bis zur Befruchtung verbleiben.

7.6. Glandula receptaculi

Syn.: *petite vésicule vaginale* (part.) (Straus-Durckheim 1828); *spermathecal gland* (Villavaso 1975b; Grodner & Steffens 1978; Stringer 1988; Lawrence & Britton 1991; Eberhard 1992; Rodríguez 1994); *spermatheca gland* (Eberhard 1993a,b); *accessory gland* (Landa 1960b, 1960c; Lawrence & Britton 1991).

Am Ende des Ductus receptaculi seminis, direkt vor dem gebogenen Corpus receptaculi, mündet eine Anhangdrüse, die hier als Glandula receptaculi bezeichnet werden soll. Der Ductus glandulae ist von einer Ringmuskellage umgeben, dem Musculus ductus glandulae receptaculi [Abb. 11–12: M(v)].

Funktion: Direkt nach der ersten Kopulation entleert sich die Glandula receptaculi in das Receptaculum seminis, die Vagina und die Bursa copulatrix. Das Sekret geleitet die Spermatozoen chemotaktisch über einen Konzentrationsgradienten von der Spermatophore ins Receptaculum seminis (Landa 1960b: 356; 1960c: 113f). Diese Funktion des weiblichen Sekretes wurde auch bei *Anthonomus grandis* (Curculionidae) nachgewiesen (Villavaso 1975b; Grodner & Steffens 1978). Bei dieser Species ist das Sekret zusätzlich für die Aktivierung der Spermatozoen verantwortlich, die bei *Melolontha* von Sekreten der männlichen akzessorischen Drüsen be-

wirkt wird, vermutlich von der hyalinen Komponente (LANDA 1960b: 356; 1961a: 936; 1961b: 299).

Da die Glandula receptaculi bei *Melolontha melolontha* nach der ersten Ausschüttung ihre Tätigkeit einstellt, können aus der zweiten und dritten eingebrachten Spermatophore nur wenige oder keine Spermatozoen ins Receptaculum gelangen (LANDA 1960b: 356).

8. Genitalmuskulatur von *Melolontha melolontha*

Die Muskelausstattung der Genitalien weist bei den beiden Geschlechtern ein ähnliches Muster auf, obwohl die Organe selbst vollkommen unterschiedlich gestaltet sind. Im folgenden Kapitel wird versucht, diese Ähnlichkeit terminologisch zu fassen.

8.1. Sollen entsprechende Muskeln des männlichen und weiblichen Genitalapparates als homolog bezeichnet werden?

Verschiedentlich wurden Versuche unternommen, Übereinstimmungen in den ektodermalen (= äußeren) Genitalien der beiden Geschlechter zu finden. Diese wurden theoretisch unreflektiert als Homologien bezeichnet (cf. CHADIMA 1872; SINGH PRUTHI 1925; GOLDSCHMIDT 1927[9]); METCALFE 1933: 119; SNODGRASS 1933: 34; MENEES 1963; SMITH 1969; TUXEN 1969; NÖTHIGER et alii 1977: 367; LITTLEFIELD & BRYANT 1979; NAGASHIMA 1991; DEUVE 1992; SZABAD & NÖTHIGER 1992: 527). SCUDDER (1971: 400) bezieht sich ausdrücklich auf die Homologie-Definition BOCKS (1969: 71) [„Homologous features (or conditions of features) in two or more organisms are those that can be traced back phylogenetically to the same feature (or condition) in the immediate common ancestor of these organisms."]. Doch selbst SCUDDER bezeichnet entsprechende männliche und weibliche Strukturen als homolog.

Hier verbirgt sich hinter einer anscheinend nur terminologischen Ungenauigkeit die Gefahr unlogischer phylogenetischer Argumentation. Die offensichtliche Zusammengehörigkeit von männlichem und weiblichem Geschlecht einer Species verführte dazu, die Möglichkeit zu schaffen, auch hier „Homologien" suchen zu können. Das vor kurzem von WAGNER (1989: 62) aufgestellte „biological homology concept" trägt diesem Wunsche Rechnung: „Structures from two individuals or from the same individual are homologous if they share a set of developmental constraints, caused by locally acting self-regulatory mechanisms of organ differentiation. These structures are thus developmentally individualized parts of the phenotype."

Der Versuch, die Fülle biologischer Daten eines vielschichtigen biologisch-historischen Prozesses unter einem Konzept zu vereinen, hilft bei der phylogenetischen Argumentation per se nicht weiter und ist auch beim heutigen Wissensstand nicht praktikabel (cf. RIEPPEL 1992: 702). Das Bedürfnis, das Homologiekonzept aus dem Rahmen der Phylogenie herauszunehmen und um andere biologische Aspekte zu erweitern, gründet in der Verwechslung von epistemologischem Konzept, dem Ho-

---

[9]) GOLDSCHMIDTS (1927: 72) Homologie-Konzept gründet sich nur auf die Ontogenese. Es enthält keinen phylogenetischen Aspekt: „Homolog nennen wir hier solche Teile, die sich in beiden Geschlechtern aus dem gleichen Zellmaterial entwickeln [. . .]."

mologiekonzept, mit der möglichst vollständigen Beschreibung eines biologischen Prozesses, der phylogenetischen/ontogenetischen Entwicklung von Strukturen. Ein epistemologisches Konzept kann durch theoriekonforme Verfeinerung an heuristischer Qualität gewinnen. Die Erweiterung über seinen eigentlichen Untersuchungsgegenstand hinaus jedoch kann zu einer verminderten Tauglichkeit führen.

Der Terminus Homologie wurde als „omologie" von Necker (1790: 1, 53) in der Bedeutung von „congruentia, convenientia, similitudo" bzw. „convenance, [. . .] ressemblance" in die biologische Literatur eingeführt (cf. Dupuis 1993: 36). Ein halbes Jahrhundert später, nachdem die Begriffe Homologie und Analogie in verschiedener Bedeutung in der biologischen Literatur Verwendung fanden, formulierte Owen (1843: 379) die auch heute noch oft zitierte Definition der Homologie („homology"): „The same organ in different animals under every variety of form and function". Die Deszendenztheorie bedingte sodann eine Ergänzung: Die Identität (sameness) der Strukturen liegt in deren Herkunft aus einer Struktur eines gemeinsamen Vorfahren begründet (Haeckel 1866, cf. Maier 1994: 97).

Die systematische Methodologie der Deszendenztheorie, die konsequent-phylogenetische Systematik sensu Hennig (1982), führt zu einer weiteren Konkretisierung der Definition. Bock (1989: 331) stellt ausdrücklich die relativistische Natur des Homologiebegriffes fest: „Homologous features (or conditions of the features) in two or more organisms are those that stem phylogenetically from the same feature (or condition) in the immediate common ancestor of these organisms. [. . .] If „immediate" is omitted from these definitions, the concepts of homology und [sic!] nonhomology will not have clear and distinct meanings." Er weist, ohne die konsequent-phylogenetische Terminologie zu benutzen, darauf hin, daß Fragestellungen bezüglich der Homologie nur dann sinnvoll sind, wenn sie durch einen „conditional phrase which describes the exact relative nature of the particular homology" ergänzt werden (l.c.: 334; cf. Zelditch et alii 1995: 180). Die Gleichsetzung von Homologie und Synapomorphie, wie sie von Patterson (1982), Stevens (1984), de Pinna (1991), Rieppel (1992), Coates (1993: 412), Nelson (1994) und Zelditch et alii (1995: 180f) gefordert wird, macht derartige, umständliche Ergänzungen unnötig, da das Niveau der Relation durch die untersuchten Adelphotaxa offensichtlich ist. Die Kritik, daß diese ausschließliche Anerkennung von Synapomorphien als Homologien das Homologiekonzept unzulässig oder unpraktikabel einschränkt, berücksichtigt nicht den relativen Charakter der Merkmalszustände: Jede plesiomorphe Ausprägung eines Merkmals ist auf einer höheren phylogenetischen Hierarchieebene eine apomorphe Ausprägung, wobei im plesiomorphen Zustand noch nicht vorhandene Strukturen hier unberücksichtigt bleiben. Die Gleichsetzung von Homologie und Synapomorphie bedeutet in diesem Sinne keine Einschränkung, sondern die einzige eindeutige Definition mit höchstem heuristischem Wert, die eine schlüssige phylogenetische Argumentation zuläßt.

F a z i t : Die Gleichsetzung von Homologie mit Synapomorphie präzisiert die phylogenetische Argumentation. Sie schließt gleichzeitig Homologisierungen innerhalb eines Organismus und zwischen den Semaphoronten oder den Geschlechtern einer Species aus. Auch wenn heute geschlechtsdimorphe Strukturen aus vormals phänotypisch identischen Strukturen, zum Beispiel den Coxae am 9. Urit, entstanden sind, sind weder diese Coxen noch die daraus abgeleiteten Strukturen homolog, da beide Geschlechter einer Species bei biparentalen Organismen keinen gemeinsamen beidgeschlechtlichen Vorfahren haben. Für die „serielle Homologie" existieren

die Termini Homonomie [s.l.] (Bronn 1850: 105) oder besser, da eindeutig definiert, Homodynamie (Haeckel 1866: 316f; cf. von Kéler 1963: 287f). Die Homodynamie wird jedoch erst nach Ergründung der genetischen und entwicklungsgenetischen Grundlagen für die Phylogenetik bedeutsam. Für entsprechende Strukturen bei den beiden Geschlechtern einer Species existiert kein Terminus. Wir wollen sie entsprechende Strukturen (= corresponding structures) nennen. Der neutrale Begriff „Entsprechung" impliziert keine phylogenetische Hypothese und vermeidet daher theoretische Unstimmigkeiten. Dies hindert nicht daran, die evolutiven Ursprünge der einzelnen Teile von Organsystemen beider Geschlechter zu ergründen, gleiche oder verschiedene Ursprünge festzustellen und diesbezügliche Entsprechungen oder Nicht-Entsprechungen zu postulieren.

Die Formulierung der Homologie-Hypothesen in diesem konsequent-phylogenetischen Sinne ist zwar anzustreben, wird jedoch häufig nicht erreicht werden, insbesondere wenn morphologische und phylogenetische Vorarbeiten gänzlich fehlen. Hier muß das Homologiekonzept vorläufig weiterhin als operationales Konzept der Gleichsetzung von Strukturähnlichkeiten angewandt werden [„primary homology" de Pinnas (1991: 373)].

Entsprechende Muskeln (Kapitel 11.) werden in den Zeichnungen und im Text mit gleichen Buchstaben-Indizes versehen, wobei der Muskel beim Männchen jeweils einen großen Buchstaben [zum Beispiel M(A)], der Muskel beim Weibchen einen kleinen Buchstaben als Index erhält [M(a)]. Die Muskeln des Urits VIII gehören nicht zur Genitalmuskulatur und weisen kaum Geschlechtsdimorphismus auf. Sie werden mit arabischen Ziffern numeriert. Die Muskeln der linken Körperseite werden mit einfachen Indizes [M(A)] gekennzeichnet, denjenigen der rechten Körperseite wird ein Apostroph beigefügt [M(A')].

8.2. Muskulatur des Urits VIII

M1 Musculus urosterno-pleuralis (paarig)
Syn.: *rotateur du cloaque* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: r'; Taf. 4, Abb. 8: g); *constricteur de l'orifice du cloaque* (Boas 1893: 246 + Abb. 17).

Origo: Antecosta Sternit VIII, im lateral der Mitte liegenden Viertel (♀: Abb. 19; ♂: Abb. 14, 18). – Insertio: An der pleuralen Membranfalte der tcm, die Sternit VIII und Tergit VIII verbindet (♂/♀: Abb. 19). – Verlauf: Dorsad, transversal; M1 und M1' verlaufen über Kreuz, die Insertion liegt auf der der Origo gegenüberliegenden Körperseite (♂: Abb. 28).

Funktion: Durch die Überkreuzung der Muskelstränge vergrößert sich der Abstand zwischen Ursprung und Ansatz der einzelnen Muskeln. Die größere Muskellänge vergrößert die mögliche Kontraktionsstrecke (cf. Crowson 1981: 106) und damit die aufwendbare Kraft zum Schließen der Kloakenöffnung. Da der Schluß der Kloakenöffnung während der mehrstündigen Kopulation unter anderem die gegenseitige Verankerung der beiden Geschlechtspartner unterstützt, ist ein hohes Kräftepotential von Vorteil. Bei *Anoxia villosa* und *Cetonia aurata*, bei denen während der Kopulation kein Einführen des weiblichen Pygidialprocessus in die Kloake des Männchens stattfindet, liegt keine Überkreuzung der Urosterno-Pleural-Muskeln vor. Diese Überkreuzung im Zusammenhang mit der Verlängerung der Muskeln ist wohl eine Anpassung an den speziellen Koppelungsmechanismus und die Dauer der Kopulation bei *Melolontha*.

M2 M. urotergo-sternalis posterior (paarig)
Syn.: *abaisseur du dernier arceau supérieur* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: k; Taf. 4, Abb. 8: d).

Origo: Lateralkante des Tergits VIII, auf der selben Seite wie die Insertio, cranial der or.M(D)/(d), cranial des Pygidialprocessus (♀: Abb. 10, 19), caudal der Tergosternal-Gelenkung. – Insertio: Antecosta Sternit VIII, im sich laterad an or.M1 anschließenden Achtel (♂/♀: Abb. 18; ♂: Abb. 29). – Verlauf: Caudodorsad.

Funktion: Kontraktion bewirkt Schließen der Kloakenkammer; Antagonist des M. urotergo-sternalis anterior (siehe unten).

In den Zeichnungen nicht erfaßt wurde der schwächere M. urotergo-sternalis anterior. Er entspringt am lateralen Ende der Antecosta des Tergits VIII, cranial der Tergosternal-Gelenkung, und inseriert im Lateralbereich der Antecosta des Sternits VIII. Seine Kontraktion bewirkt die Öffnung der Kloakenkammer.

In den mittleren Uriten finden wir einen sternopleuralen Muskel, der vom caudodiskalen Bereich eines Sternits ventrodorsad zum Pleurit zieht, und einen Tergosternalmuskel. Diese Muskelausstattung ist homodynam zu der des Urits VIII, wenn wir die tcm als pleurale Bildung (siehe Kapitel 6.1.1.) und folglich M1 als sternopleuralen Muskel betrachten, und wenn wir die beiden Tergosternalmuskeln VIII als homodynam zu dem einen auffassen, der jeweils in den mittleren Segmenten vorliegt.

8.3. Muskulatur der männlichen ektodermalen Genitalien

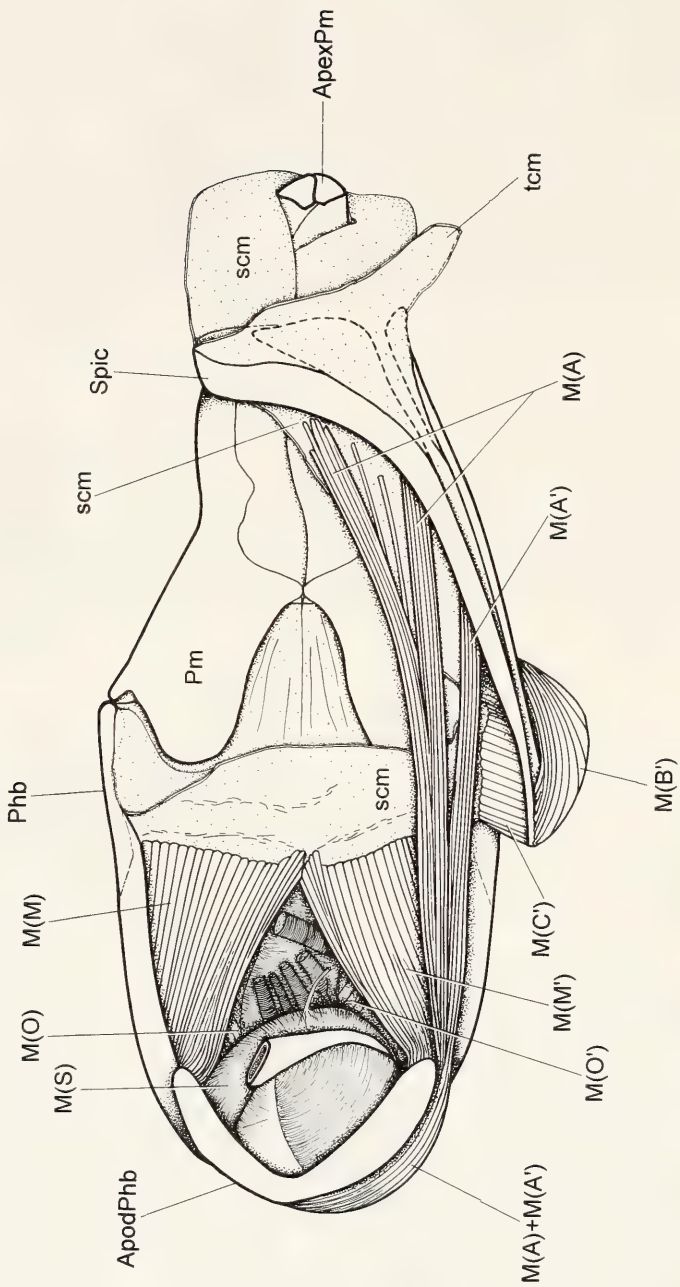
Die Genitalmuskulatur des Männchens kann klassifiziert werden in die außerhalb des Tegmen liegende, die extrinsische Muskulatur, und die intrinsische Muskulatur, die sich innerhalb des Tegmen befindet. Die postulierten Funktionen der einzelnen Muskeln und Muskelpaare wurden anhand des Vergleichs zwischen verschiedenen Kopulationsphasen und der Ruhelage, der Lage von Ursprung und Ansatz sowie auf Grund von Lagebeziehungen erschlossen.

8.3.1. Extrinsische Genitalmuskulatur

M(A) M. spiculo-phallobasoapodemalis (paarig)
Syn.: *extracteur de l'étui de la verge* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: x'; Boas 1893: 254).

Origo: Proximalbereich (median und cranial) des Spiculum gastrale und Membran der Genitaltasche („second connecting membrane") nahe der Ansatzstelle der Membran am Spiculum gastrale, lateral des Spiculum gastrale (Abb. 14), cranial der ins.M(B) (Abb. 2, 28–30). – Insertio: Mediodorsal am cranialen Ende des Phallobasalapodems (Abb. 1–2, 8, 26). – Verlauf: Caudad; M(A): zieht links um den cranialen Öffnungsring des Phallobasalapodems herum, zwischen der Membran der Genitaltasche (scm) und M(C) und M(C') hindurch (Abb. 2, 24a, 47) und fächert sich danach auf in zwei Muskelfaserbündel, zwischen denen zumeist noch mehrere einzelne Fasern verlaufen (Abb. 1–2, 48). – M(A'): Zieht ebenfalls links um den cranialen Öffnungsring des Phallobasalapodems herum, zwischen der scm und M(C) und M(C') (Abb. 47), dann unter dem Spiculum gastrale hindurch (Abb. 2, 47), wo er sich wie M(A) auffächert (Abb. 1, 48). – In Copula gestaucht und daher schlaff (Abb. 17–20, 24, 24a).

Funktion: Bei Kontraktion wird der Aedoeagus caudad verschoben, da das muskulös und membranös verspannte Spiculum gastrale seine Position beibehält. Diese Bewegung stellt die erste Phase des Ausstoßens des Aedoeagus aus dem Abdomen während der Kopulationsvorbereitung dar. Da sich Skelet-Muskeln der Insekten nicht mehr als auf die Hälfte ihrer Länge kontrahieren können (Elder 1975: 1), werden M(A)/M(A') während der Penetration gestaucht und somit schlaff. Daher müssen für die letzte Phase des Ausstoßens andere Muskeln verantwortlich sein. Die asymmetrische Anordnung von M(A)/M(A') ist als Anpassung an die Ruhelage (siehe Kapitel 6.3.) zu interpretieren, oder aber auch diese Muskeln dienen der 90°-Drehung des Aedoeagus, die vor oder während dessen Ausstoß erfolgen muß. Diese Drehbewegung wird hauptsächlich von den beiden folgenden Muskelpaaren durchgeführt. Nach Boas' (1893: 254) Meinung sind die beiden Muskeln A und A' zu schwach, um „l'énorme étui de la verge" caudalwärts zu bewegen. Möglicherweise werden die Muskeln durch hydraulische Kräfte unterstützt (Druckerhöhung im Abdomen durch Volumenreduktion).



2

Abb. 2. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Aedoeagus in Ruhestellung, von lateral (links); Ventralseite des Aedoeagus dem Betrachter zugekehrt. M(B), M(D), M(E), M(F), M(G)/M(G)*, Teile der „second connecting membrane" sind entfernt. – Aedeagus at rest, in lateral view (left); ventral side of aedeagus shows to the viewer. M(B), M(D), M(E), M(F), M(G)/M(G)*, and parts of second connecting membrane removed.

M(B) M. spiculo-phallicus craniodistalis (paarig)
Syn.: *prétracteur de la gaîne de la verge* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: w'); *fixateur du cloaque* (Boas 1893: 254).

Origo: Distalseite des cranialen Apikalbereichs des Spiculum gastrale (Abb. 24a, 28–30). – Insertio: M(B): Links des Spiculum gastrale im ventromedianen Bereich der cranialen Membranfalte der Genitaltasche („second connecting membrane") (in Ruhelage). – M(B)': Rechts des Spiculum gastrale im dorsolateralen bis zum dorsomedianen Bereich der cranialen Membranfalte der Genitaltasche (in Ruhelage; Abb. 8). In Copula kontrahiert (Abb. 17–20, 24, 25) und nahezu symmetrisch zu jeder Seite des Spiculum gastrale an der Membranfalte (Abb. 24a, 28, 31). – Verlauf: Caudad (Abb. 24a, 28, 47).

Funktion: Bei Kontraktion von M(B) und M(C) erfolgt eine Drehbewegung des Aedoeagus in Gegenuhrzeigersinn um nahezu 90° um seine Längsachse, vermittelt durch die scm. Diese Drehbewegung bringt den Aedoeagus von der Ruhelage in die für den Ausstoß notwendige Position (Aedoeagus-Rotator). M(B') und M(C') sind für diese Funktion die Antagonisten und bringen den Aedoeagus wieder in Ruhelage. Während der Penetrationsphase sind M(B) und M(B') kontrahiert, was die scm craniad bewegt und mutmaßlich verhindert, daß sie zusammen mit dem Aedoeagus als lockere Falte ausgestoßen wird. Bei maximal ausgefahrenem Tegmen (Abb. 15) sind M(B), M(B'), M(C) und M(C') gedehnt; in dieser Phase dient ihre Kontraktion der Retraktion der Phallobasis in das Abdomen. Boas (1893: 254) erkannte nur die Bedeutung des „fixateurs" für die Fixierung der Schräglage des Aedoeagus in Ruhe, nicht aber für die Rotation während des Ausfahrens.

M(C) M. spiculo-phallicus cranioproximalis (paarig)
Syn.: Von Straus-Durckheim (1828) und Boas (1893) nicht als separater Muskel erkannt und als Teil des vorgenannten behandelt.

Origo: Auf der Proximalseite des cranialen Apikalbereichs des Spiculum gastrale (Abb. 2). – Insertio: Lateral des Spiculum gastrale, innen an der Membran der Genitaltasche (scm) (Abb. 1, 47), caudal der Falte, an der M(B) inseriert (Abb. 31). – Verlauf: Caudad (Abb. 31, auch Abb. 47); entspringt unter M(B), verläuft caudad unter der Membranfalte, an der M(B) inseriert (Abb. 24a), bis zur Insertion. Der Muskelanschnitt in Abb. 24a erfolgte nahe der Insertion.

Funktion: Siehe bei M(B); M(B) und M(C) bzw. M(B') und M(C') wirken bei der Drehbewegung jeweils zusammen (Aedoeagus-Rotatoren).

M(D) M. urotergoapodemo-spicularis proximalis (paarig)
Syn.: *rétracteur posterieur de la pièce anale inférieure* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: n'); *rétracteur postérieur du stylet cloacal* (Boas 1893: 254).

Origo: Laterodorsalbereich des Tergits VIII (Processus), dorsal der Lateralkante (Abb. 14). – Insertio: Treffpunkt 1; ventrodistal am caudalen Apex des Spiculum gastrale (Abb. 19). – Verlauf: Ventrocraniad; trifft sich im Processus mit M(L) und verläuft über diesem.

Funktion: Verspannung des Spiculum gastrale im Urit VIII; der Muskel ist beim Vorspiel (Einhaken am Pygidialprocessus des ♀, Abb. 14) komprimiert, woraus geschlossen werden kann, daß er einer leichten Dorsocaudadbewegung von Genitaltasche/Spiculum gastrale dient, die das maximale Ausfahren des Aedoeagus und dessen Fixierung im ausgefahrenen Zustand unterstützt. Synergist von M(L), Antagonist von M(E) und M(G). Für die letztgenannte Funktion Synergist von M(E).

M(E) M. urotergoapodemo-spicularis distalis (paarig)
Syn.: *élévateur de la pièce anale inférieure* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: l'); *élévateur du stylet cloacal* (Boas 1893: 254).

Origo: Antecosta Tergit VIII (Abb. 28–30), laterales Viertel, lateral der or.M(I) (Abb. 18). – Insertio: Treffpunkt 1; cranial der ins.M(D), präapikal an der Distalseite des Spiculum gastrale (Abb. 1, 8, 19, 29–30). – Verlauf: Ventrocaudad; in Copula wohl kontrahiert, Abb. 29–30.

Funktion: Verspannung des Spiculum gastrale im Urit VIII; Kontraktion bewirkt leichte Dorsocraniadbewegung von Genitaltasche/Spiculum, die nach dem Einfahren des Aedoeagus Spiculum und Genitaltasche wieder in Ruhelage bringt oder, wie Boas (1893: 255) annimmt, zur Fixierung des ausgefahrenen Aedoeagus dient. Synergist von M(I), Antagonist von M(G), M(D) [und M(L)]. Nach Boas' Annahme auch Synergist von M(D).

M(F) M. spiculo-phallicus caudalis (paarig)
Syn.: *transverse du cloaque* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: q').

Origo: Treffpunkt 1; dorsodistal am caudalen Apex des Spiculum gastrale (Abb. 24), zwischen und dorsal der Insertionen von M(D) und M(E). – Insertio: Treffpunkt 2 (Sklerit der „second connecting membrane") (Abb. 24). – Verlauf: Ventrad; anliegend an Membran (Abb. 8, 20, 24).

Funktion: Kontraktion bewirkt Annäherung des Treffpunktes 2 an den Treffpunkt 1 am caudalen Apex des Spiculum gastrale. Das Zusammenführen der Treffpunkte vermindert die Festigkeit der Verspannung der Genitaltasche im Urit VIII, da sich dadurch die Parallelverspannung einer funktionell einfachen Verspannung annähert. Dies erleichtert Dreh- und Scherbewegungen der Genitaltasche und des Spiculum, die beim Vorspiel oder beim Herausziehen des Aedoeagus aus der Vagina vorteilhaft sein könnten.

M(G) M. urosternoantecosta-spicularis (paarig)
Syn.: Von Straus-Durckheim (1828) nicht dargestellt.

Origo: Antecosta Sternit VIII, jeweils im Viertel lateral der Mitte. – Insertio: Treffpunkt 1; distal im Krümmungsbereich des Spiculum gastrale, cranial/median der ins.M(E) (Abb. 1, 14, 19, 29). – Verlauf: Dorsad (Abb. 14, 19). Beim einem gezeichneten Individuum zweigen median der Ursprungsfläche von M(G) zwei schwache Muskelfaserbündel (G*) ab und setzen nicht am Spiculum, sondern an der Membran der Genitaltasche an (Abb. 1). Der Membranbereich der Ansatzstelle liegt nahe der Ansatzstelle von M(G), doch sind beide Stellen durch eine Membranfalte, die unter das Spiculum reicht, weit getrennt.

Funktion: Verspannung des Spiculum gastrale im Urit VIII; Antagonist von M(D) und M(E) (Abb. 14). Verhindert eine zu starke Dorsadbewegung bei Kontraktionen der beiden antagonistischen Muskeln.

M(H) M. spiculo-rectalis (paarig)
Syn.: *fléchisseur latéral du rectum* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: t').

Origo: Treffpunkt 1 (Abb. 24); cranial der ins.M(E) (bei Aufsicht von diesem verdeckt), teilweise or.M(F) überlappend. – Insertio: Lateral am Rectum (Abb. 18–20, 24). – Verlauf: Dorsocraniad, bis auf den Endbereich anliegend an der Membran; sehr dünner, langer Muskel.

Funktion: Hält das Rectum in medianer Position, auch bei Verkürzung der Genitaltasche, die während der Kopulation auftreten kann; Synergist von M(J).

M(I) M. urotergoantecosta-phallicus (paarig)
Syn.: *retracteur du cloaque* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: p').

Origo: Antecosta Tergit VIII, direkt median an or.M(E) anschließend (Abb. 18). – Insertio: Treffpunkt 2 (Sklerit der scm) (Abb. 19–20). – Verlauf: Caudad; in Copula schlaff (Abb. 19–20). Einige Fasern laufen im Ventralbereich unter M(F) nahe dessen Ansatz hindurch und gehen in M(L) über.

Funktion: Verspannung der Genitaltasche im Urit VIII. Kontraktion bewirkt Craniadbewegung der Genitaltasche; Synergist von M(E), Antagonist von M(L) [und M(D)].

M(J) M. phallo-rectalis (paarig)
Syn.: *abaisseur du rectum* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: s').

Origo: Cranial am Treffpunkt 2 (Sklerit der scm) (Abb. 8, 24). – Insertio: Rectum dorsolateral, dorsal der ins.M(H), und Rectum laterodorsal (Abb. 17–20, 24); ein kurzes Faserbündel läuft unter M(I) und M(J) hindurch und mündet laterodorsal am Apex des Rectum an der Grenze zur Kloake [Abb. 8, 24: M(J)*/M(J')*]. – Verlauf: Craniad (Abb. 8, 24); bei manchen Individuen auch in einigen Fasern bis ins.M(H).

Funktion: Hält das Rectum in medianer Position; Synergist von M(H).

M(K) M. phallicus (paarig)
Syn.: *retracteur de la gaîne de la verge* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: v').

Origo: Cranial am Treffpunkt 2 (Sklerit der scm) (Abb. 24). – Insertio: Dorsal an der Membran der Genitaltasche (scm) (Abb. 8, 24). – Verlauf: Craniad/craniomediad; anliegend an der Membran, nicht streng getrennt von M(J).

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt eine geregelte Verkürzung der scm im caudodorsalen Bereich, die beim Ausfahren des Aedoeagus auftritt, und verhindert damit vermutlich ungeregelte Faltenlegung der scm.

M(L) M. u r o t e r g o – p h a l l i c u s (paarig)
S y n .: *élévateur du cloaque ou de l'anale supérieure* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: o').

O r i g o : Laterodorsalbereich Tergit VIII (Processus); median der or.M(D), auf der Höhe des caudalen Endes der or.M(D). – I n s e r t i o : Treffpunkt 2 (Sklerit der scm) (Abb. 20). – V e r l a u f : Craniad; anliegend an der Membran; siehe Verlauf von M(D).

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt Caudadbewegung der Genitaltasche; Synergist von M(D), Antagonist von M(I).

8.3.2. Intrinsische Muskulatur

M(M) M. p h a l l o b a s o a p o d e m o – p h a l l i c u s v e n t r a l i s (paarig)
S y n .: *fléchisseur de la pince* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 1: a; Boas 1893: 255).

O r i g o : Breit submarginal am Lateralrand des Phallobasalapodems bis zu dessen cranialer Lateralecke, hier direkt am Rand (Abb. 3, 14, 27, 32). – I n s e r t i o : Großflächig an der ventralen Membran der Genitaltasche bis in den Bereich unter den Parameren (Abb. 14, 32). Die innersten Fasern, die direkt unter der cranialen Randung des Apodems entspringen, inserieren cranial an der Membranfalte [Abb. 3; Abb. 44: insM(M')]. – V e r l a u f : Caudad (Abb. 46–47).

F u n k t i o n : Parameren-Flexor; beugt die Parameren ventrad beim Vorspiel (Einhaken am Pygidialprocessus des ♀); dabei entsteht eine Verwindung des caudalen Insertionsbereichs: dieser wird nach innen gezogen und steht annähernd senkrecht zu dem cranial sich anschließenden Bereich der Insertion (Abb. 14); Antagonist von M(N).

M(N) M. p h a l l o b a s o a p o d e m o – p h a l l i c u s d o r s a l i s (paarig)
S y n .: *zwey* [= 2] *Muskeln, welche die Zange* [= Parameren] *bewegen* (Suckow 1823: Taf. 2, Abb. 17: i); *extenseur de la pince* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 1: b; Boas 1893: 255).

O r i g o : Großflächig dorsolateral in den caudalen zwei Dritteln der Innenseite des Phallobasalapodems (Abb. 14, 27, 35). – I n s e r t i o : Innen (= ventral) an der Basalfalte der Membran zwischen den Parameren; im Proximalbereich direkt ansetzend, im Lateralbereich vermittels einer membranösen Sehne (Abb. 5, 14, 35). – V e r l a u f : Caudad (Abb. 46–47); ventral, apikalwärts deutlicher, von einer dünnen Membran bedeckt.

F u n k t i o n : Beim Vorspiel (Einhaken am Pygidialprocessus des ♀) werden M(N) und M(N') gedehnt (Abb. 14). Es ist anzunehmen, daß sie die Antagonisten von M(M) und M(M') darstellen und die Parameren wieder in den Ruhezustand bringen (Parameren-Extensoren). Die oszillierenden Beugebewegungen der Parameren beim Vorspiel werden durch abwechselnde Kontraktion von M(M)/(M') und M(N)/(N') hervorgerufen. Außerdem bewirkt die Kontraktion in normaler Position, das heißt bei nicht gebeugten Parameren, eine Bewegung der beiden Parameren nach distal, das heißt voneinander weg („Öffnung"). Dadurch wird die Einstülpungsöffnung am Parameren-Apex erweitert, was die Ausstülpung des Endophallus ermöglicht (Parameren-Abduktor).

M(O) M. p h a l l o b a s o – e n d o p h a l l o a p o d e m a l i s (paarig)
S y n .: *extracteur de la verge* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 1, 2: c; Boas 1893: 255).

O r i g o : An der Innenseite der Phallobasis nahe des Seitenscharniers (Abb. 14, 33–34); nahezu punktförmig (Abb. 36). – I n s e r t i o : Caudodorsal am proximalen Endophallus-Sklerit (Abb. 36, 46). – V e r l a u f : Nach median; zwischen M(M) und M(N) (Abb. 14, 27), dann zwischen M(P) und M(N) (Abb. 46); in Copula kontrahiert; bandförmig.

F u n k t i o n : Verspannung des cranialen Teils des Endophallus im Tegmen; Kontraktion verschiebt den Endophallus caudalwärts; Antagonist von M(P); ohne Beteiligung am Ein- oder Ausstülpungsvorgang des Endophallus.

M(P) M. p h a l l o b a s o a p o d e m o – e n d o p h a l l i c u s v e n t r a l i s (paarig)
S y n .: *intracteur de la verge* (Straus-Durckheim: Taf. 5, Abb. 1, 2: d; Boas 1893: 255).

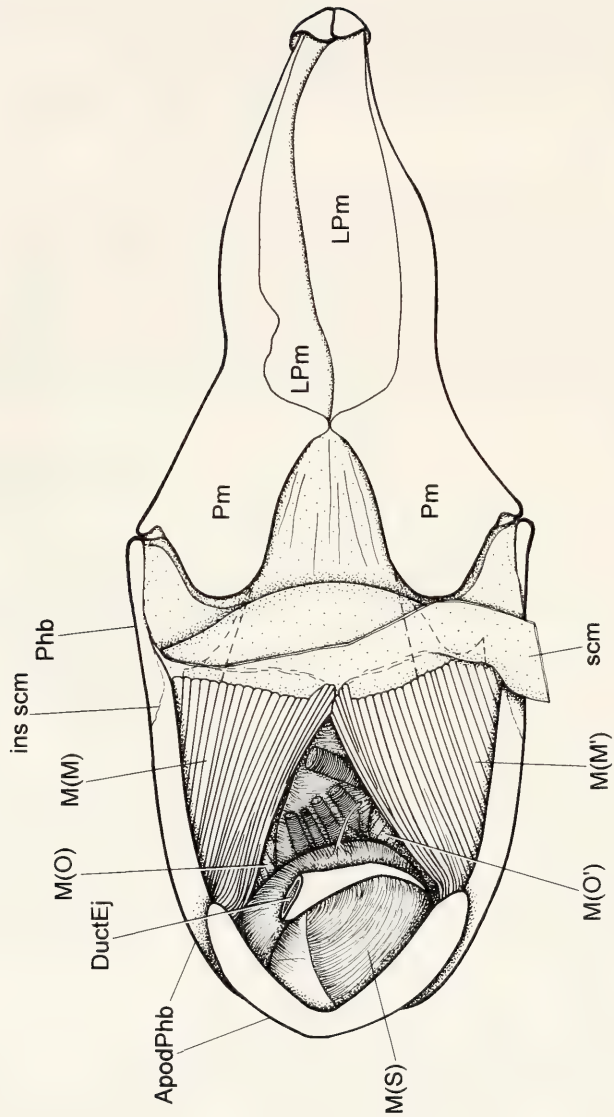


Abb. 3. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Aedoeagus in Ruhestellung, von ventral. Spiculum gastrale samt M(A), M(A'), M(B'), M(C), M(C'), der „third connecting membrane" und des caudalen Bereichs der „second connecting membrane" sind entfernt. – Aedeagus at rest, ventral view. Spiculum gastrale including M(A), M(A'), M(B'), M(C), M(C'), third connecting membrane, and caudal part of second connecting membrane removed.

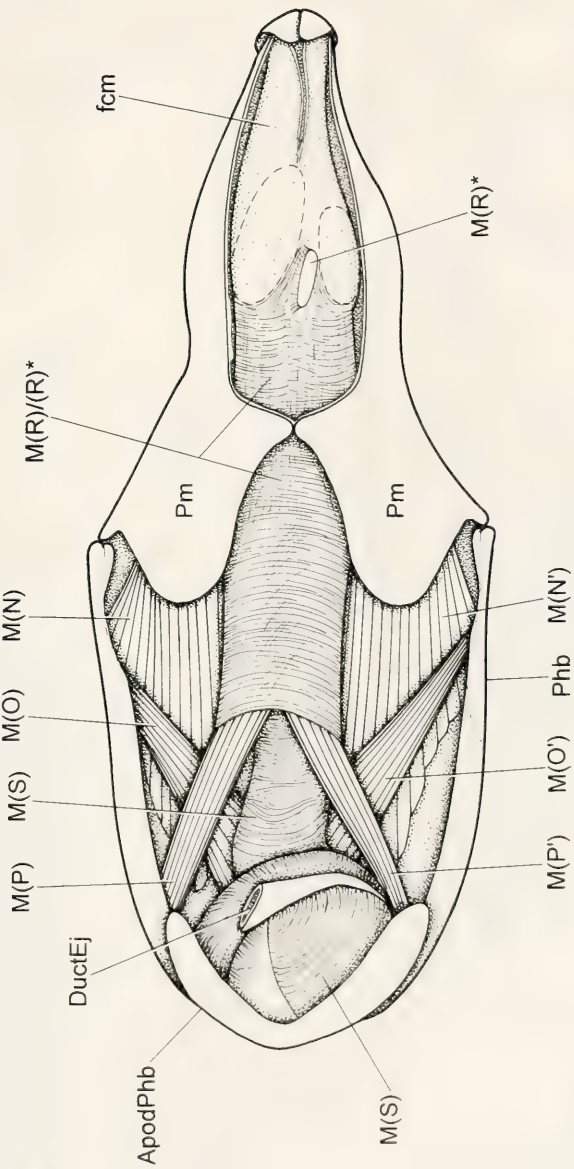


Abb. 4. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Aedoeagus in Ruhestellung, von ventral. Die gesamte „second connecting membrane" bis zum Ursprung an den Parameren, M(M), M(M'), Tracheen und ventromediane Laminae der Parameren sind entfernt. – Aedeagus at rest, in ventral view. The whole second connecting membrane up to its origin at parameres, M(M), M(M'), tracheae, and ventromedian parameral laminae removed.

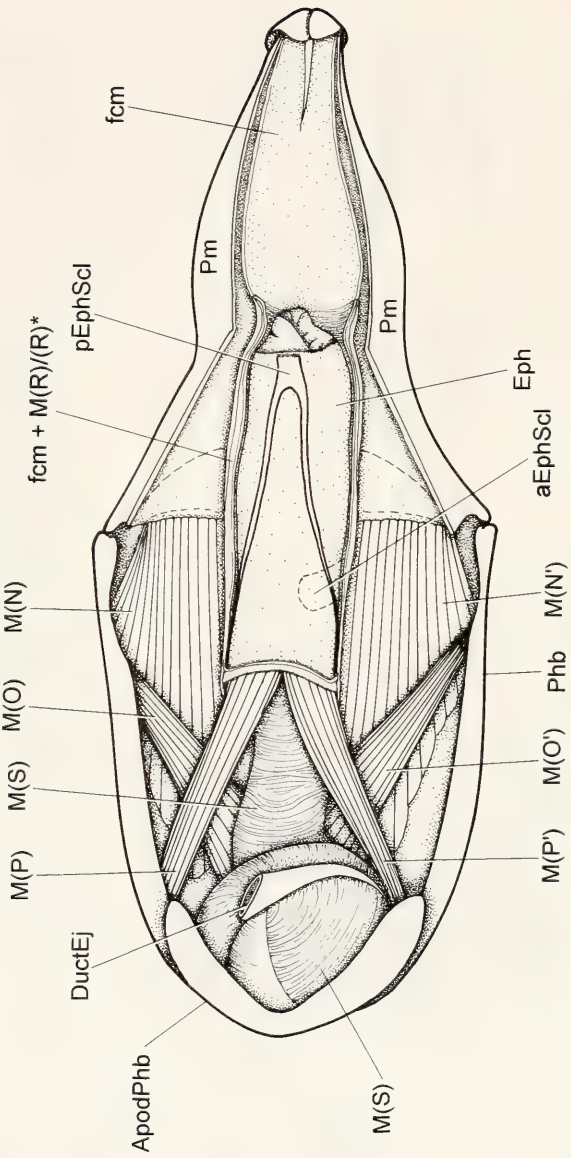


Abb. 5. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Aedoeagus in Ruhestellung, von ventral. Ventrale Hälfte von M(R)/(R)* und ventromediane Teile der Parameren sind entfernt, der Endophallus ist somit freigelegt. – Aedeagus at rest, in ventral view. Ventral half of M(R)/(R)* and ventromedian parts of the parameres removed, hence endophallus is exposed.

O r i g o : Kurz linienförmig, lateral in der cranialen Hälfte des Phallobasalapodems (Abb. 33–34), dorsal der or.M(M) (Abb. 5, 27). – I n s e r t i o : Ventral, lateral an der cranialen Membranfalte der zwischen den beiden Ästen des Endophallus-Sklerits ausgespannten Membran, verdeckt von M(R) (Abb. 5, 33–34, 44). – V e r l a u f : Caudad, mediad; zwischen M(M), M(O) und dem Endophallus (Abb. 5, 33–34, 46); in Copula gedehnt (vergleiche Abb. 33 und Abb. 4).

F u n k t i o n : Antagonist von M(O). Kontraktion bewegt den Endophallus wieder cranialwärts in seine Ruheposition; keine Beteiligung am Ein- oder Ausstülpungsvorgang des Endophallus.

M(Q) M. p h a l l o b a s o a p o d e m o – e n d o p h a l l i c u s l a t e r a l i s (paarig)
S y n .: Von Straus-Durckheim (1828: Taf. 5, Abb. 1, 2) nicht benannt.

O r i g o : Lateral innen am Phallobasalapodem, nahe des cranialen Randes (Abb. 27, 34–35). – I n s e r t i o : An der Membran des Endophallus lateral des cranialen Endes des Endophallus-Sklerits (in Ruhe: Abb. 6; in Copula: Abb. 36). – V e r l a u f : Kein „geschlossener" Muskel, sondern aus einzelnen, aber dicht stehenden Fasern bestehend (Abb. 6); ist auf Abb. 27 aus darstellerischen Gründen als kompakter Muskel eingezeichnet.

F u n k t i o n : Verspannung des cranialen Teils des Endophallus im cranialen Teil der Phallobasis.

M(R) M. e n d o p h a l l i c u s e x t e r n u s
S y n .: *starke Muskelhaut des Penis* (Suckow 1823: Taf. 2, Abb. 16m); *constricteur du prépuce* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 2: e; Boas 1893: 256).

B e m e r k u n g e n: Röhrenförmiger Muskelschlauch um den Endophallus (Abb. 4–5, 14, 27, 33–34, 44–47), bestehend aus einem Ringmuskel, dem im Bereich der Parameren eine caudad mächtiger werdende Muskellage [M(R)*] aufliegt, deren Fasern vornehmlich in Längsrichtung verlaufen (45° zu den Fasern des Ringmuskels); der Muskelschlauch reicht von der Membranfalte [ins.M(P)/(P')] bis zur Mitte der Parameren (Abb. 5, 35, 44), wo er durch M(R)* innen an der ventralen Inter-Parameren-Membran (fcm) inseriert (Abb. 27); mediodorsal und medioventral [M(R)*, Abb. 4, 32] ist er mit dem zwischen den Parameren liegenden, basalen Teil der fcm verbunden; M(R) liegt der apikalen Hälfte der fcm auf (Abb. 4); in Copula ist der Muskelschlauch im ganzen caudad verschoben (Abb. 45).

F u n k t i o n : Kontraktion verringert den Durchmesser und die Länge und damit auch das Volumen des Endophallus, was sowohl dem Ausstülpen des caudalen Endophallus-Abschnittes als auch dem Verschieben der Spermatophorenmasse im Endophallus nach caudal dienen kann. Letzteres ist insbesondere durch Kontraktionswellen denkbar. Landa (1960a: 310) meint dazu: „The soft parts of the penis [i.e. invaginierter Abschnitt des Endophallus – Verf.] are erected by a peristaltic movement caused by the muscles which are spread over their walls and over the wall of the ejaculatory duct and by the participation of the pressure of haemolymph.". Es kann nur vermutet werden, daß Landa hier von den Muskeln M(R)/(R)*, M(S) und M(T)/(T') spricht.

M(S) M. e n d o p h a l l o a p o d e m a l i s
S y n .: *constricteur du canal éjaculatoire* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 2: f); *constricteur du tuyau de la verge* (Boas 1893: 256).

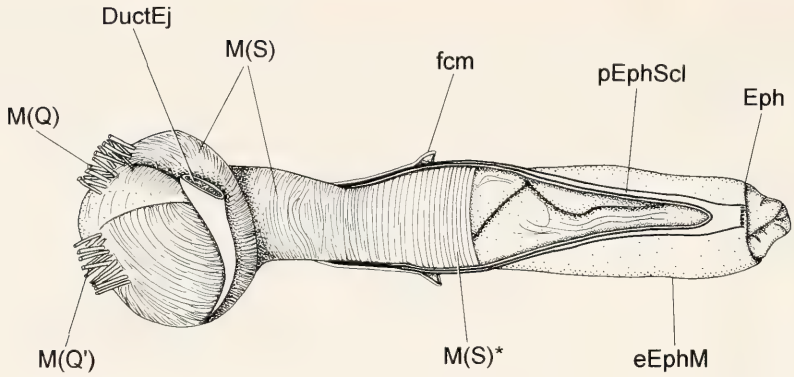
B e m e r k u n g e n : Irregulärer Ringmuskel, der vom Ductus ejaculatorius bis zum proximalen Endophallus-Sklerit verläuft, wo er in den regelmäßig ausgeprägten M(S)* übergeht, der zwischen den beiden Skleritspangen ausgespannt ist (Abb. 6).

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt, wie beim vorgenannten Muskel, eine Verringerung des Volumens des Endophallus; Interpretation siehe dort.

M(T) M. e n d o p h a l l o a p o d e m o – e n d o p h a l l i c u s (paarig)
S y n .: *muscle éjaculateur* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 3 a, a', a"); *intracteur du tuyau de la verge* (Boas 1893: 256).

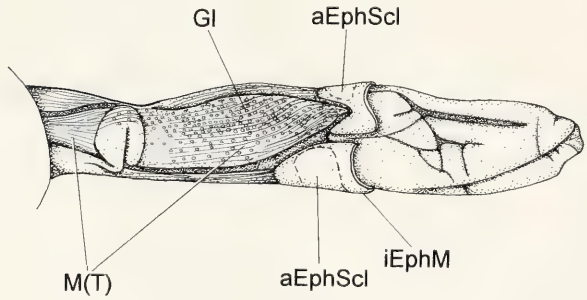
O r i g o : Innen im Cranialbereich des proximalen Endophallus-Sklerits. – I n s e r t i o : Caudalbereich des Endophallus. – V e r l a u f : Caudad (Abb. 22; vergleiche Abb. 9 in Landa 1960a: Taf. 3); befindet sich in Ruhe zuinnerst (Abb. 7, 48).

F u n k t i o n : Wie Boas (1893: 256) bereits richtig vermutete, bewirkt die Kontraktion das Zurückziehen des ausgestülpten Endophallus in das Tegmen. Möglicherweise reicht allein die



6

Abb. 6. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Ductus ejaculatorius/Endophallus aus dem Tegmen herauspräpariert, von ventral, Ruhestellung. Zwischen den beiden Ästen des proximalen Endophallus-Sklerits wurde die äußere Lage der Endophallus-Membran entfernt, so daß man den im eingefalteten Zustand darunter liegenden Membranbereich sieht, der in der folgenden Abbildung ebenfalls entfernt wurde. – Ductus ejaculatorius and endophallus in ventral view, at rest, removed from tegmen. Between the branches of the proximal endophallic sclerite the outer layer of the endophallic membrane is removed thus the folded underlying membrane is visible which is removed in the following figure.



7

Abb. 7. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Ductus ejaculatorius/Endophallus aus dem Tegmen herauspräpariert (Cavum endophalli geöffnet), von ventral. M(S)/M(S)*, das proximale Endophallus-Sklerit und der caudale Teil der daran ansetzenden Endophallusmembran sind entfernt. Methylenblau-gefärbte Drüsenzellen (Gl) sind durch Kreise angedeutet. – Ductus ejaculatorius/endophallus in ventral view removed from tegmen (cavum endophalli opened), at rest. M(S)/M(S)*, proximal endophallic sclerite, and caudal part of endophallic membrane inserting at this sclerite removed. Methylene blue stained glandular cells are indicated by small circles.

Kontraktion dieses Muskels zur vollständigen Einstülpung des Endophallus aus (vergleiche Abb. 7, 22). – M(T) ist für die „partiellen Kontraktionen" verantwortlich, die WEBER (1915: 221) „An dem kugeligen, aus dem weiblichen Abdomen herauspräparierten Schwellsack des ♂ [. . .] längere Zeit nach Abtrennung der letzten Hinterleibssegmente des ♂" beobachten konnte. Als Funktion für die Kopulation ist eine Beteiligung am Ausstülpen des Endophallus sowie eine Hilfe beim Transport der Spermatophorenmasse durch wellenförmige Kontraktionsbewegungen vorstellbar, die im Zusammenspiel mit dünnen Stacheln, die den Endophallus bedecken (LANDA 1960a: 300, Taf. 1: Abb. 2), ein Zurückrutschen der transportierten Substanz verhindern.

8.4. Muskulatur der weiblichen ektodermalen Genitalien

Ein unbegattetes Weibchen konnte im Untersuchungsmaterial nicht aufgefunden werden. Die Tiere wurden von Stellen hoher Befallskonzentration am Waldrand eingetragen. Die hohe Populationsdichte dauerte jeweils schon mehrere Tage an. Die *Melolontha*-Weibchen werden sofort bei Erreichen dieser Fraß- und Kopulationsplätze begattet (cf. SCHWERDTFEGER 1928: 286ff; SCHUCH 1935: 161; NIKLAS 1974: 100). Zudem tritt bei *M. melolontha* Protandrie auf (KELLER 1986: 18), das heißt die Männchen erscheinen eher als die Weibchen, so daß unbegattete Weibchen an den Kopulationsplätzen sehr selten zu finden sind. Die Entwicklungs-Habitate, an denen die unbegatteten Käfer nach dem Schlüpfen einige Stunden bis über einen Tag am Boden oder in der niedrigen Vegetation verweilen, befinden sich immer in einiger Entfernung (bis 3200 m) von den Fraßplätzen (SCHNEIDER 1952: 295; COUTURIER & ROBERT 1958: 280; NIKLAS 1974: 100) und konnten vom Verfasser nicht lokalisiert werden. Daher konnte kein jungfräulicher weiblicher Kopulationsapparat untersucht werden. Vermutlich ähnelt jedoch ein Kopulationsapparat mit weitgehend resorbierter Spermatophore dem unbegatteten Zustand (Abb. 11–12).

M(a) M. cloaca–bursalis (paarig)
Syn.: *long retracteur droit de l'oviductus* (STRAUS-DURCKHEIM 1828: Taf. 5, Abb. 4, 5: j; Taf. 6, Abb. 2: e).

Origo: Treffpunkt 1 (Abb. 30, 41), dorsal vom dorsocaudalen Ende der ins.M(e), dorsocranial der ins.M(c) (Abb. 20, 30). – Insertio: Lateral an der Basis der Bursa copulatrix, an der Grenze von M(s) und M(t) (Abb. 10, 20, 29–30, 37). – Verlauf: Ventrocraniad; anfangs eng parallel zu M(b) [und M(c)], dorsal der ins.M(e), dann frei verlaufend (Abb. 20). Einige Fasern gehen von M(d) in M(a) über. Dünner, langer, bandförmiger Muskel.

Funktion: Es ist nicht vorstellbar, daß ein derart dünner Muskel eine prall gefüllte Bursa copulatrix merklich bewegen oder gar den Ductus bursae verengen könnte. Er könnte jedoch die Bursa caudad ziehen, wenn die Spermatophore allmählich resorbiert wird und die Bursa wieder in Ruheposition bewegt werden kann. Sollte die Kloake bei der Oviposition oder der Dispergierung von Pheromonen ausgestülpt werden, unterstützt die Kontraktion das Wiedereinziehen der Kloake in den Urit viii (siehe Abb. 41).

M(b) M. cloaca–glandularis (paarig)
Syn.: Von STRAUS-DURCKHEIM (1828) nicht erfaßt.

Origo: Treffpunkt 1, dorsal vom dorsocranialen Ende der ins.M(e), ventral der or.M(a), dorsocranial der ins.M(c) (Abb. 20, 30). – Insertio: An der Glandula accessoria proximal mediocranial an der Mündung (Abb. 23, 28–30, 37) bis dorsocaudal (Abb. 23, 30). – Verlauf: Ventrocraniad; dünner Muskel, der nur aus wenigen Fasern besteht; anfangs eng zwischen M(a) und M(c), dorsal der ins.M(e), dann frei verlaufend. Einige Fasern gehen möglicherweise von M(d) in M(b) über (Abb. 20).

Die Funktion kann nur vermutet werden. Eine Kontraktion bewegt den dorsalen, proximalen Teil der Glandula caudalwärts, wodurch möglicherweise der Sekretfluß gesteuert

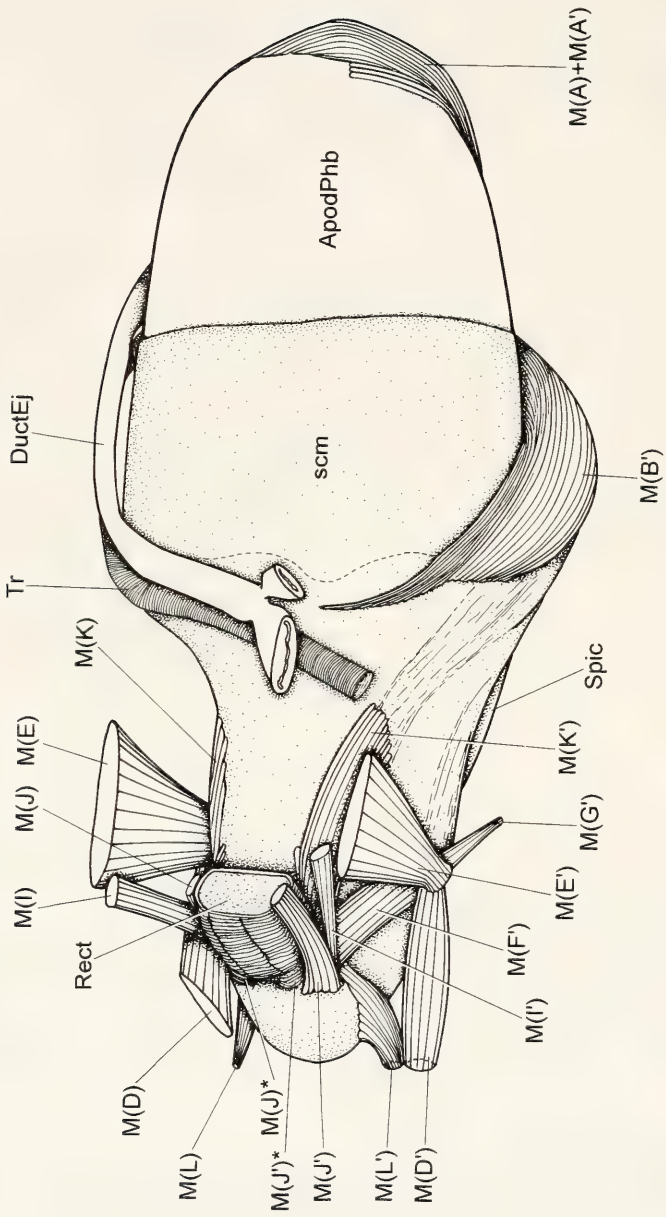


Abb. 8. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Aedoeagus in Ruhestellung, von dorsal. Die rectale Ringmuskulatur ist in den folgenden Abbildungen nicht eingezeichnet. – Aedeagus at rest, in dorsal view. The rectal circular musculature is omitted in the following figures.

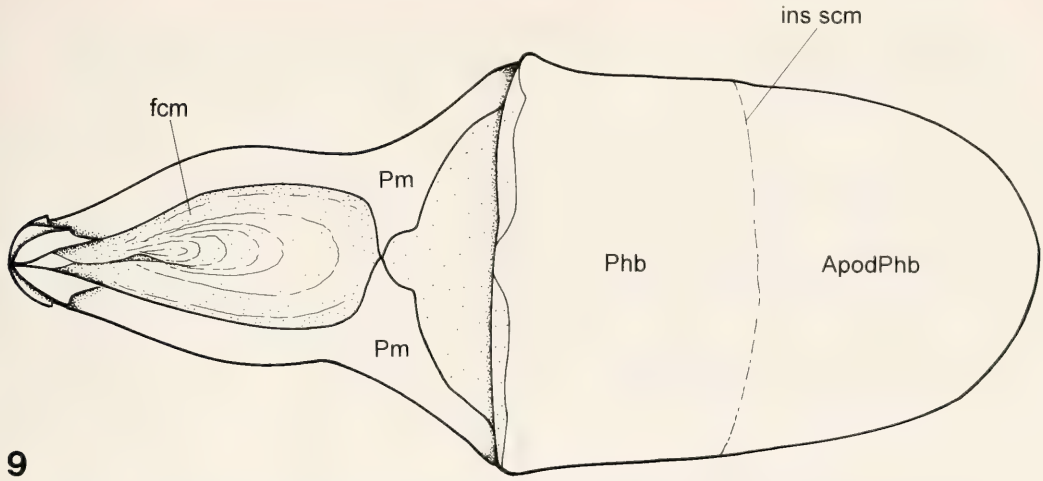


Abb. 9. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Aedoeagus in Ruhestellung, von dorsal. Gesamte extrinsische Muskulatur, Spiculum gastrale, Rectum und „second connecting membrane" sind entfernt. – Aedeagus at rest, in dorsal view. Whole extrinsic musculature, spiculum gastrale, rectum, and second connecting membrane removed.

wird (durch Kontraktion der Glandula oder des Ductus). Vielleicht stabilisiert dieser Muskel auch nur die Position der Glandula während der Kopulation.

M(c) M. cloaca–palpalis vaginalis (paarig)
Syn.: *court retracteur droit de l'oviductus* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 5: s; Taf. 6, Abb. 2: f).

Origo: Kloaken-Membran, Treffpunkt 1, dorsal vom dorsalen Ende der ins.M(e) (Abb. 20, 30). – Insertio: An der Membran der Vagina caudal der Glandula accessoria, über dem dorsalen Rand des Vaginalpalpus (Abb. 20, 24, 30). – Verlauf: Ventrad, leicht cranialwärts; verläuft anfangs dorsal der ins.M(e), hier eng parallel mit M(b) und M(a), dann über M(k) (Abb. 20).

Funktion: Bei Kontraktion ist eine Distalbewegung des beborsteten Proximalbereichs des Vaginalpalpus, das heißt ein Wegklappen von der Kloaken-Membran, denkbar. Dies bewirkte die Öffnung der Mündung des Ductus glandulae accessoriae und ein freies Ausfließen der Sekrete. Weiterhin unterstützt die Beweglichkeit des Palpus dessen sensorische Aufgabe beim Abtasten der penetrierenden Parameren oder des Bodens vor der Oviposition.

M(d) M. urotergo–cloacalis distalis (paarig)
Syn.: *retracteur (postérieur) de l'anale inférieure* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 4, 5: g; Taf. 6, Abb. 2: i).

Origo: Laterodorsalbereich des Tergits viii (Processus), dorsal der Lateralkante, lateral der or.M(l), aber nicht deutlich von dieser getrennt (Abb. 40–41). – Insertio: Treffpunkt 1 (Abb. 10); ventrocaudal der or.M(h) und der ins.M(e) (Abb. 20, 28–29, 41). – Verlauf: Craniad; anfangs frei verlaufend, kurz vor der Mitte dorsal über M(l) verlaufend, mit M(l) verbunden (Abb. 28–29); in Copula gedehnt, bei ausgestülpter Kloake schlaff (Abb. 41).

Funktion: Dient der Caudadbewegung der craniad verschobenen Kloake (siehe Abb. 10) nach Beendigung der Penetration; Synergist von M(l), Antagonist von M(e) [und M(i)]. Kontraktion unterstützt den Einzug der Kloake in die Kloakenkammer; in diesem Falle Synergist von M(e) und M(i).

M(e) M. urotergoantecosta-cloacalis distalis (paarig)
Syn.: *élévateur de la pièce anale inférieure* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 5: d).

Origo: Antecosta Tergit viii, laterales Viertel (Abb. 18–19), lateral der or.M(i). – Insertio: Lange, schmale Insertionsfläche am Treffpunkt 1, Lateralbereich der Cloaca (Abb. 10, 18–20, 28–30, 37). – Verlauf: Ventromediad; im Ruhezustand gedehnt.

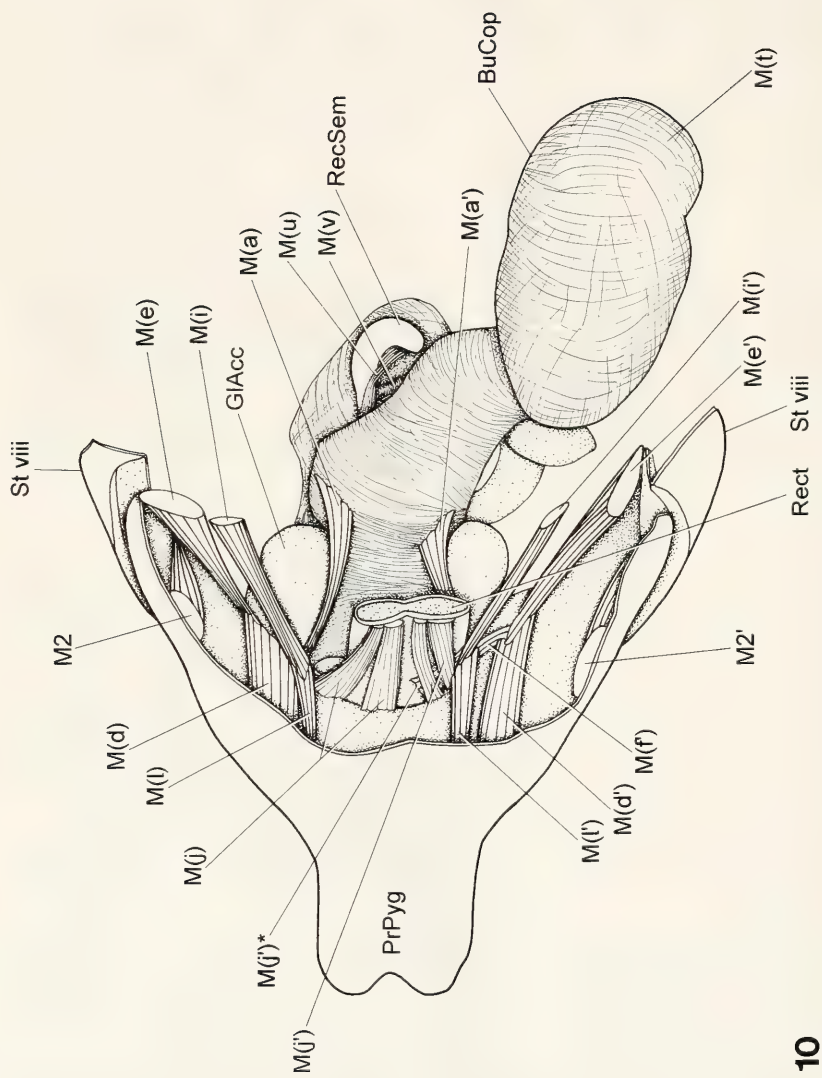


Abb. 10. *Melolontha melolontha* ♀; weiblicher Kopulationsapparat in Ruhestellung, von dorsal, Spermatophore bereits umfangreich resorbiert. M(h) und M(h') wurden aus Gründen der Übersichtlichkeit entfernt. – Female copulatory apparatus at rest, in dorsal view. Spermatophore already extensively resorbed. M(h) and M(h') removed for clarity.

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt Craniadbewegung der eingezogenen Kloake und dadurch Erleichterung der Penetration; zieht die mutmaßlich ausgestülpte Kloake in die Kloakenkammer zurück (siehe Abb. 41). Synergist von M(i), Antagonist von M(d) [und M(l)].

M(f) M. c l o a c a l i s c o n i u n g e n s (paarig)
S y n .: *transverse du cloaque* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 4, 5: k).

O r i g o : Treffpunkt 1 (Abb. 10). – I n s e r t i o : Treffpunkt 2 (Abb. 10). – V e r l a u f : Dorsad; kleiner und kurzer Muskel, anliegend an der Kloaken-Membran (Abb. 10, 20, 29, 41); bei Füllung der Vagina und bei Ausstülpung der Kloake (Abb. 41) gedehnt.

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt Annäherung der Treffpunkte 1 und 2, das heißt eine reguläre Auffaltung des dorsolateralen Bereiches der Kloaken-Membran, wenn deren Maximaloberfläche nicht benötigt wird (in Ruhe). Das Zusammenführen der Treffpunkte vermindert zudem die Festigkeit der Verspannung der Kloake im Urit viii, da sich dadurch die Parallelverspannung einer funktionell einfachen Verspannung annähert. Es sind daher Dreh- und Scherbewegungen der Kloake und der sich craniad anschließenden Vagina leichter möglich. Deren funktionelle Bedeutung bleibt jedoch ungeklärt.

M(g) M. u r o s t e r n o a n t e c o s t a – c l o a c a l i s (paarig)
S y n .: ? *abaisseur du cloaque* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 4: e). – M(g)*: *abaisseur de l'anale inférieur* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 5 und 6: f).

O r i g o : Antecosta Sternit viii, jeweils im Viertel lateral der Mitte (Abb. 19, 37). – I n s e r t i o : Ventrolateral bis lateroventral an der Kloaken-Membran (Abb. 20, 37, 41), caudal der ins.M(c) (Abb. 24); ventrocaudal von Treffpunkt 1 abgerückt, jedoch manchmal durch eine Reihe schwacher Faserbündel bis fast an Treffpunkt 1 heranrückend [eingezeichnet nur in Abb. 20: M(g)*]. Wenn die Vagina nicht prall gefüllt ist, bildet die Membran im Ansatzbereich eine Falte, die bis zur ins.M(e) zieht. – V e r l a u f : Nach median, leicht caudad (Abb. 20); aus zwei bis drei nicht deutlich getrennten Bündeln bestehend; in Ruhe wahrscheinlich gedehnt.

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt Craniadbewegung der eingezogenen Kloake und dadurch Erleichterung der Penetration; zieht die mutmaßlich ausgestülpte Kloake in die Kloakenkammer zurück (siehe Abb. 41); in diesem Falle Synergist von M(e) und M(d).

M(h) M. c l o a c a – r e c t a l i s l a t e r a l i s (paarig)
S y n .: *fléchisseur latéral du rectum* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 5: n).

O r i g o : Treffpunkt 1, an beiden Enden der ins.M(e) (Abb. 20, 28–29). – I n s e r t i o : Lateral am Rectum (Abb. 20, 28). – V e r l a u f : (Dorso)craniad; Origo durch weite Auffächerung zweiteilig, schmal; Muskelteile vereinigen sich jedoch vor der Insertion (Abb. 20).

F u n k t i o n : Hält das Rectum in medianer Position, auch bei Verschiebung von Vagina und Kloake, die bei der Kopulation auftritt. Synergist von M(j).

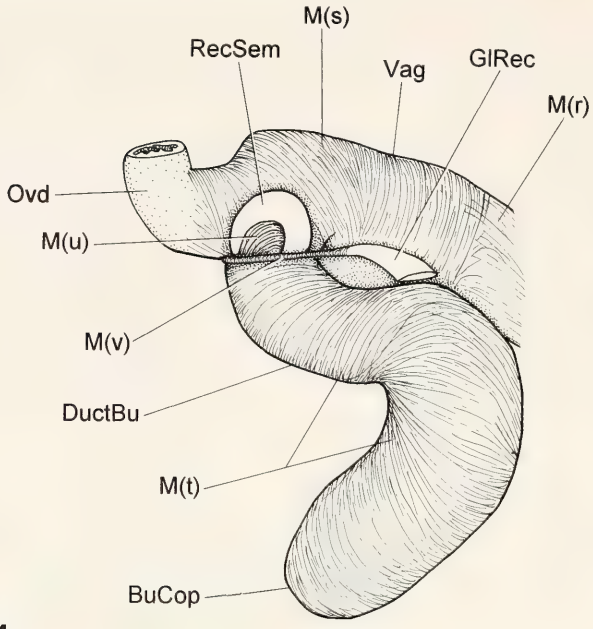
M(i) M. u r o t e r g o a n t e c o s t a – c l o a c a l i s p r o x i m a l i s (paarig)
S y n .: *élévateur du cloaque* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 4: h).

O r i g o : Antecosta Tergit viii, direkt median anliegend an or.M(e). – I n s e r t i o : Treffpunkt 2 (Abb. 10, 20, 28–29, 40–41). – V e r l a u f : Ventrocaudad; in Ruhe gedehnt.

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt Craniadbewegung der Kloake und dadurch Erleichterung der Penetration; Synergist von M(e); Antagonist von M(l) [und M(d)]. Zieht die mutmaßlich ausgestülpte Kloake in die Kloakenkammer zurück (vergleiche Abb. 41); in diesem Falle Synergist von M(e) und M(g).

M(j) M. c l o a c a – r e c t a l i s d o r s a l i s (paarig)
S y n .: *abaisseur du rectum* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 5: r). – M(j)*: *dilatateur de l'anus* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 5: o)

O r i g o : Zieht transversal vom Dorsomedianbereich des Treffpunktes 2 bis zur dorsalen Mitte der Kloaken-Membran; manchmal unterbrochen, das heißt der Muskel besteht zumindest basal aus zwei oder mehreren Teilen. Die Membran bildet hier eine Falte (Abb. 10, 20, 28–29). – I n s e r t i o : Rectum dorsal (Abb. 28). – V e r l a u f : Craniad; von der transversalen Origo ziehen mehrere lange Faserbündel am Rectum cranialwärts, ein kleines Bündel [M(j)*] zieht nach median zum Apex des Rectum (Abb. 10, 29).



11

Abb. 11. *Melolontha melolontha* ♀; cranialer Bereich des weiblichen Kopulationsapparates in Ruhestellung, Spermatophore nahezu vollständig resorbiert. Glandula receptaculi median abgeschnitten. – Cranial part of the female copulatory apparatus at rest. Spermatophore nearly totally resorbed. Glandula receptaculi medianly cut off.

F u n k t i o n : Hält das Rectum in medianer Position, auch bei Verschiebung von Vagina und Kloake, die bei der Kopulation auftritt; Synergist von M(h). Unterschiedliche Dehnungs- oder Kontraktionszustände sind in den verschiedenen Kopulationsphasen nicht festzustellen; bei Kontraktion wird das Rectum caudodorsad gekippt (siehe Abb. 10).

M(k) M. c l o a c a – v a g i n a l i s (paarig)
S y n .: *retracteur oblique de l'oviductus* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 5: q; Taf. 6, Abb. 2: g).

O r i g o : Treffpunkt 2 (Abb. 20). – I n s e r t i o : Vagina (Membran) dorsolateral bis lateral (Abb. 20, 41). – V e r l a u f : craniad bis ventrad; einheitliche Origo, dann Auffächerung in drei Faserbündel, die an verschiedenen Stellen der Vagina inserieren (Abb. 20).

F u n k t i o n : Dient sicherlich zur Bewegung der Vagina nach caudal und zur Ausspannung des dorsalen Vaginalbereiches (vergleiche Abb. 20, hier gedehnt), die die Penetration durch Formung eines trichterförmigen Eindringkanales ohne hinderliche Taschen erleichtert.

M(l) M. u r o t e r g o – c l o a c a l i s p r o x i m a l i s (paarig)
S y n .: *retracteur du cloaque* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 4, 5: i).

O r i g o : Laterodorsalbereich Tergit viii (Processus), proximal des or.M(d), aber nicht deutlich von diesem getrennt (Abb. 29, 40–41). – I n s e r t i o : Treffpunkt 2 (Abb. 10, 20, 28–29, 40–41). – V e r l a u f : Craniad; anfangs frei, dann ventral von M(d) verlaufend (Abb. 20) und stellenweise mit M(d) verbunden (Abb. 28–29); in Copula anscheinend gedehnt.

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt Caudadbewegung der Kloake nach beendeter Penetration; Synergist von M(d); Antagonist von M(i) [und M(e)].

M(r) M. c l o a c a l i s l o n g i t u d i n a l i s
S y n .: Von Straus-Durckheim (1828) nicht dargestellt.

B e m e r k u n g : Vornehmlich longitudinale, irreguläre Muskelfasern der Kloake (Abb. 20, 30, 37).

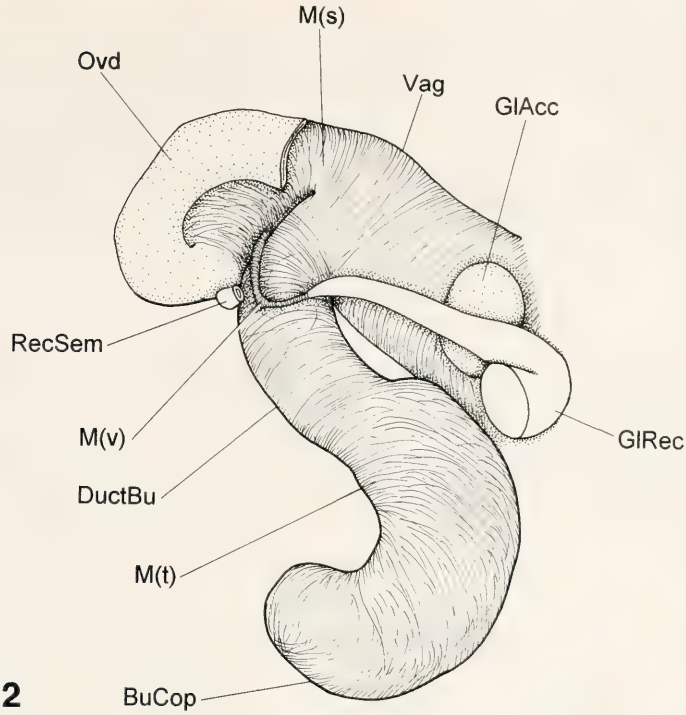


Abb. 12. *Melolontha melolontha* ♀; cranialer Bereich des weiblichen Kopulationsapparates in Ruhestellung, Spermatophore nahezu vollständig resorbiert. Receptaculum seminis basal, Glandula receptaculi apikal abgeschnitten. – Cranial part of female copulatory apparatus at rest. Spermatophore nearly completely resorbed. Receptaculum seminis at its base and glandula receptaculi apically cut off.

F u n k t i o n : Kontraktion vermindert die Ausdehnung, das heißt die effektive Oberfläche der Kloaken-Membran und deren Elastizität. Starke Kontraktion im Ventralbereich bewirkt eine Krümmung des Cloaca/Vagina-Rohres nach ventral, was möglicherweise die Spermatophoren-Übertragung verhindern kann (Abb. 37), siehe Kapitel 10.

M(s) M. v a g i n a l i s

S y n .: *les deux portions du sphincter de la vulve/muscle sphincter de la vulve* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 4, 5: m, m'?; Taf. 6, Abb. 2: k, k')

B e m e r k u n g : Mächtige Lage vornehmlich dorsoventraler Muskelfasern, die sich vom Mündungsbereich der Bursa copulatrix bis zum Mündungsbereich des Oviductus erstreckt sowie das gesamte Vaginalrohr umspannt (Abb. 11, 17–20, 23, 37, 40). Die Grenze zwischen M(r) und M(s) zeigt den Übergang von der Kloake zur Vagina an (Abb. 30).

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt Verengung der Vagina und damit vielleicht die Verhinderung der Penetration. Kontraktionswellen können den Transport der Eier durch die Vagina erleichtern.

M(t) M. b u r s a e

S y n .: Von Straus-Durckheim (1828: Taf. 5, Abb. 4, 5: ε; Taf. 6, Abb. 2: o, n) nicht als Muskel benannt.

B e m e r k u n g : Ringmuskulatur des dorsalen Abschnittes der Bursa copulatrix, dorsal anschließend an M(s) (Abb. 11–12, 17–20, 37, 40); bildet im Bereich des Ductus bursae eine mächtige Ringmuskelschicht die am Übergang zum Corpus bursae schwächer wird und um das Corpus selbst nur aus wenigen dünnen Lagen feiner Fasern besteht, die weit weniger mächtig sind als die darunterliegende cuticulär-membranöse Schicht (im Längsschnitt auf Abb. 23 nicht darstellbar, im Längsschnitt auf Abb. 40 überzeichnet dargestellt).

F u n k t i o n : Bei *Hypera postica* (Curculionidae) konnten LeCato & Pienkowski (1973: 260) beobachten, daß sich der M. bursae „during copulation and for 1–2 hr thereafter" kontrahiert. Sie vermuten, daß dies den Spermienfluß von der Bursa zum Ductus receptaculi erleichtert. Landa (1960b: 356) hingegen berichtet: „The spermatozoa leave the spermatophore actively. They are not expelled by the pressure of the bursa copulatrix". Kontraktionszustände des M. bursae lassen sich an der prall gefüllten Bursa nicht erkennen. Die Spermatophoren werden nach der Befruchtung nicht aktiv ausgestoßen, sondern resorbiert. Bei *Melolontha* scheint die dünne Lage des Musculus bursae nur zur Anpassung der Bursa an den verminderten Inhalt während dessen Resorption zu dienen.

M(u) M. r e c e p t a c u l i s e m i n i s
S y n .: Von Straus-Durckheim (1828) nicht dargestellt.
O r i g o : An der konkaven Seite des proximalen Endes des Corpus receptaculi: einige Fasern entspringen bereits an der proximalen, das heißt dem Ductus bursae zugewandten Seite des Ductus receptaculi (Abb. 18), die meisten jedoch im Bereich der Krümmung. – I n s e r t i o : An der konkaven Seite des distalen Endes des Corpus receptaculi.
F u n k t i o n : Kontraktion verstärkt die Krümmung des elastischen Receptaculum, was zu einer Verringerung des Innenraumes und zu einem internen Druckanstieg führt. Ein Teil des im Receptaculum befindlichen Sperma wird somit in den Ductus receptaculi befördert. Bei *Anthonomus grandis* (Curculionidae) konnte Villavaso (1975a) feststellen, daß ein intakter M. receptaculi für die Befruchtung der Eier, das heißt für die Ausstoßung des Sperma aus dem Receptaculum notwendig ist, nicht jedoch für die Einbringung der Spermatozoen in das Receptaculum. Hingegen fand Rodríguez (1994) heraus, daß der M. receptaculi bei *Chelymorpha alternans* (Chrysomelidae) bereits das Füllen des Receptaculum unterstützt. Francke-Grosmann (1951: 148f; Scolytidae: *Dendroctonus micans*) und LeCato & Pienkowski (1973: 260; Curculionidae: *Hypera postica*) nehmen an, daß mehrfache Kontraktionen durch Änderung der Druckverhältnisse im Receptaculum einen Pumpeffekt erzeugen, der sowohl zum Füllen als auch zur Entleerung des Receptaculum dienen. Da Receptaculum und Musculus receptaculi bei *Melolontha* in ähnlicher Weise konstruiert sind, ist ein ebensolches Funktionieren anzunehmen.

M(v) M. d u c t u s g l a n d u l a e r e c e p t a c u l i
S y n .: Von Straus-Durckheim (1828) nicht dargestellt.
B e m e r k u n g : Feine Ringmuskellage um den Ductus der Glandula receptaculi (Abb. 11–12). Das Corpus der Glandula umgibt kein Muskel.
F u n k t i o n : Wellenförmige Kontraktionen könnten den Sekretfluß durch den Ductus erleichtern.

9. Funktionsmorphologisches Szenario von Kopulation und Oviposition

Im beschreibenden Teil im vorangehenden Kapitel wurden bereits die angenommenen Funktionen („functions") der einzelnen Muskeln im Rahmen der Kopulation erwähnt. Im folgenden soll eine zusammenfassende Analyse des Funktionierens[10]) („functioning") der Kopulation bei *Melolontha melolontha* versucht und zu einem funktionsmorphologischen Szenario, einer Hypothese über den Ablauf der Kopulation, zusammengestellt werden. Als Grundlage dieses Szenarios dienten Präparationen fixierter Kopulations- und Ruhestadien der Kopulationsapparate beider Geschlechter sowie die Befunde Landas (1960a). Paarige Muskeln werden im folgenden als ein Muskel (im Singular) behandelt, wenn sie als Synergisten wirken.

---

[10]) Zur Unterscheidung der Begriffe Funktion und Funktionieren vergleiche Peters et alii (1971: 210) und Mollenhauer (1970: 27, 30). „Funktion" entspricht dem Terminus „biological role", „Funktionieren" dem Terminus „function" bei Bock & von Wahlert (1965).

9.1. Kopulation

Es handelt sich bei der Kopulation bei *Melolontha* um ein „accouplement édéagien" sensu PAULIAN (1988: 277): Die Kopulation wird durch Ausfahren und Verankern des Aedoeagus im Weibchen ausgeführt. Da die Abdomina der beiden Partner in den ersten Kopulationsphasen keinen Kontakt haben, der eine Kraftübertragung ermöglichen würde, ist allein der Aedoeagus und seine Muskulatur für die erste Verankerung und das Hintumklappen des Männchens verantwortlich und bildet gleichzeitig das Scharnier. Während des Hintumklappens trägt und bewegt der Aedoeagus die gesamte Masse des Männchens.

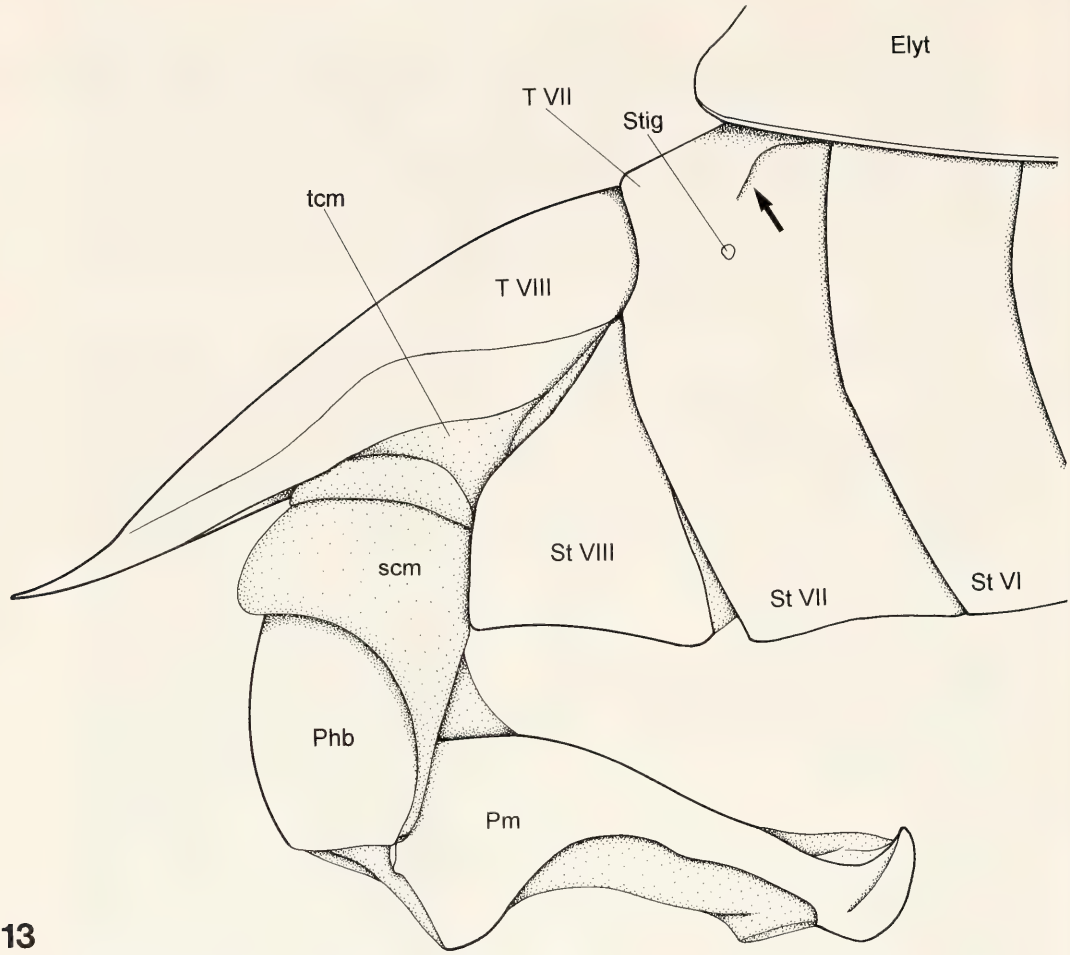
Ausgangsposition

In Ruhe liegt der Aedoeagus nahezu 90° um seine Längsachse nach rechts gedreht im Abdomen, das heißt seine rechte Seite liegt dem Sternum an [vergleiche Abb. 1 (unten ist ventral)]. Die Darstellung STRAUS-DURCKHEIMS (l.c., Taf. 3, Abb. 5) zeigt den Aedoeagus in unnatürlicher Ruhelage im Abdomen, bei der seine Ventralseite dem Sternum zugekehrt ist. Diese Lage liegt in vivo wohl niemals vor, da der Aedoeagus erst beim Ausfahren oder bereits während des Einfahrens gedreht wird, was von YUNG (1889–1894: 173) erstmals beschrieben wurde.

Phase 1 (Aufreiten)

Durch Kontraktion vor allem des linken M. spiculo-phallicus craniodistalis (B) und des linken M. spiculo-phallicus cranioproximalis (C) wird der Aedoeagus um 90° im Gegenuhrzeigersinn um seine Längsachse gedreht, um aus der Ruhestellung in Kopulationsstellung zu kommen und vollständig aus dem Abdomen ausgefahren werden zu können. Gleichzeitig kontrahiert sich der M. spiculo-phallobasoapodemalis (A/A'), was den Aedoeagus caudalwärts verschiebt und die Drehbewegung unterstützt. Die Schließmuskeln der Kloakenkammer erschlaffen [M. urosternopleuralis (1/1'), M. urotergo-sternalis posterior (2/2')]. Der Kloaken-Öffner M. urotergo-sternalis anterior kontrahiert sich und öffnet die Kloaken-Kammer leicht. Durch den caudalwärts gerichteten Druck der Paramerenspitzen auf die Innenseite von Urosternit VIII und Urotergit VIII beim Ausfahren des Aedoagus erweitert sich die Öffnung. Der Aedoeagus tritt aus dem Abdomen heraus. Kontraktion des M. urotergoapodemo-spicularis proximalis (D/D') und des M. urotergo-phallicus (L/L') verschieben Spiculum und Genitaltasche, damit auch den Aedoeagus weiter nach caudal. Hat die dickste Stelle der Phallobasis die Öffnung des Urits VIII passiert, bewirkt die Kontraktion der Schließmuskeln der Kloakenkammer durch senkrechten Druck auf das sich verjüngende Phallobasalapodem das weitere Austreiben des Aedoeagus bis in Maximalposition (Abb. 13). So wird der spindelförmige Sagittalschnitt des Aedoeagus erklärbar. Der M. phallicus (K/K') kontrahiert sich und regelt damit die Unterbringung (Faltung) der zusammengeschobenen sem bei ausgefahrenem Aedoeagus. BOAS (1893: 255) nimmt an, daß die Kontraktion der Musculi urotergoapodemo-spicules (D/D', E/E') das Spiculum gastrale gegen das Tegmen drückt und den Aedoeagus in seiner ausgefahrenen Stellung fixiert.

Es ist zweifelhaft, daß allein die Kontraktion der extrinsischen Aedoeagus-Muskulatur ein derartig weites Ausfahren des Aedoeagus bewirken kann, das dann den Einsatz der Schließmuskeln ermöglicht. Bereits bei vollständig ausgefahrenen Parameren scheint die Grenze der Wirksamkeit des M. spiculo-phallobasoapodemalis (A/A') erreicht, da er in dieser Stellung gestaucht und daher schlaff vorliegt (Abb.



13

Abb. 13. *Melolontha melolontha* ♂, Sasbach; Kopulationsphase 2, von lateral, Aedoeagus maximal ausgefahren. Pfeil: Sutur zwischen Tergit und Sternit VII. – Copulation phase 2, in lateral view, aedeagus maximally extruded. Arrow: Suture between tergite and sternite VII.

17–20). Wahrscheinlich werden durch Kompression des Abdomen („Pumpen") zusätzlich hydraulische Kräfte wirksam, die das Ausfahren unterstützen.

Phase 2 (Öffnen der Kloake)

Kontraktion des mächtigen M. phallobasoapodemo-phallicus ventralis (M/M') beugt die Parameren ventralwärts (Abb. 13–14). So hakt das Männchen die Parameren spitzen von dorsal in den Apex des Pygidialprocessus des Weibchens ein, um dieses zur Öffnung der Kloake zu drängen. Die Ausprägung der Spitze der Parameren muß ein festes Einhaken bei unterschiedlich langen und breiten Pygidialprocessus-Apices ermöglichen, da beide Geschlechter, also auch die Weibchen, hier eine hohe Variabilität zeigen (Lang 1947, Niklas 1970). Das Männchen trifft den weiblichen Pygidialapex leichter, wenn Dreh- und Scherbewegungen des Aedoeagus möglich sind. Es ist vorstellbar, daß dies durch Kontraktion des M. spiculo-phallicus cauda-

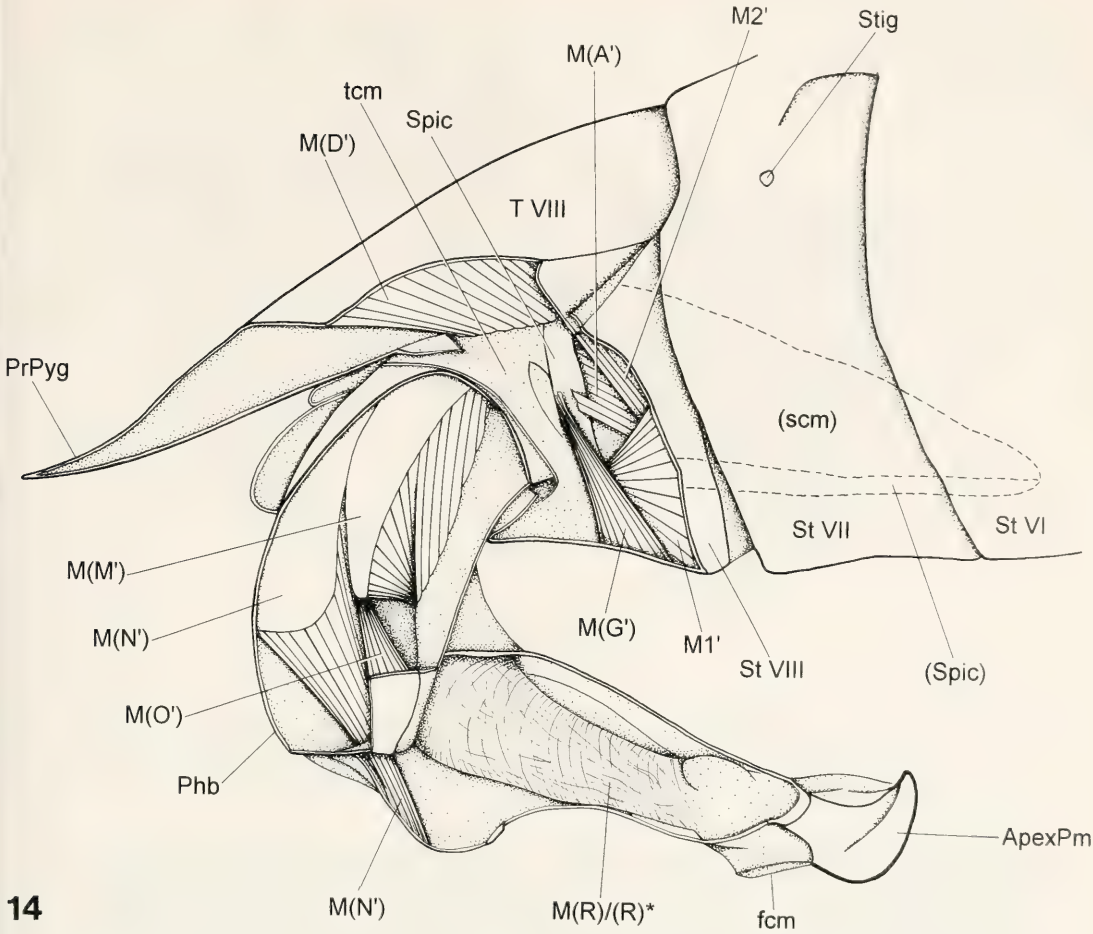


Abb. 14. *Melolontha melolontha* ♂, Sasbach; Kopulationsphase 2, Aedoeagus maximal ausgefahren, von lateral, lateral aufpräpariert. Die Verbindung von M(R)* mit der „first connecting membrane" wird hier von einer Ausbuchtung der *fcm* verdeckt. – Copulation phase 2, in lateral view, aedeagus maximally extruded, laterally opened. Connection between M(R)* and first connecting membrane covered by a protrusion of fcm.

lis (F/F') erreicht wird, die durch Annäherung der beiden Muskel-Treffpunkte 1 und 2 die Verspannung der Genitaltasche im Urit VIII lockern würde.

Die Parameren führen durch die abwechselnde Kontraktion der beiden Antagonisten M. phallobasoapodemo-phallicus ventralis (M/M') und dorsalis (N/N') nickende Bewegungen aus. Dabei wird die Spitze des weiblichen Pygidialprocessus im Bereich der ventralen Laminae der Parameren basalwärts verschoben. Die Paramerenspitze nähert sich dabei von ventrocaudal der Kloakenöffnung des Weibchens.

Phase 3 (Penetration)

Die Schließmuskeln der Kloakenkammer des Weibchens erschlaffen, der M. urotergo-sternalis anterior kontrahiert sich und öffnet die Kloakenkammer leicht. Der

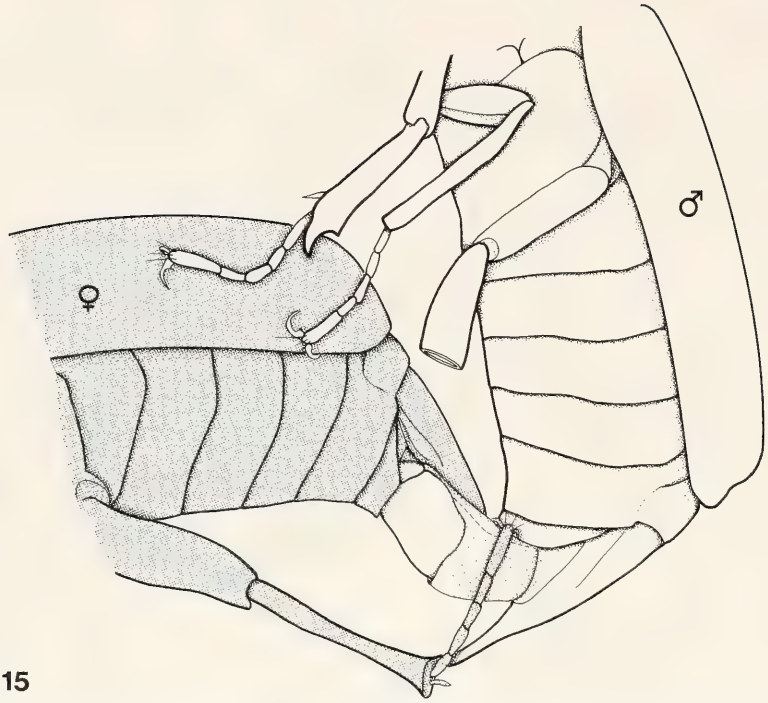


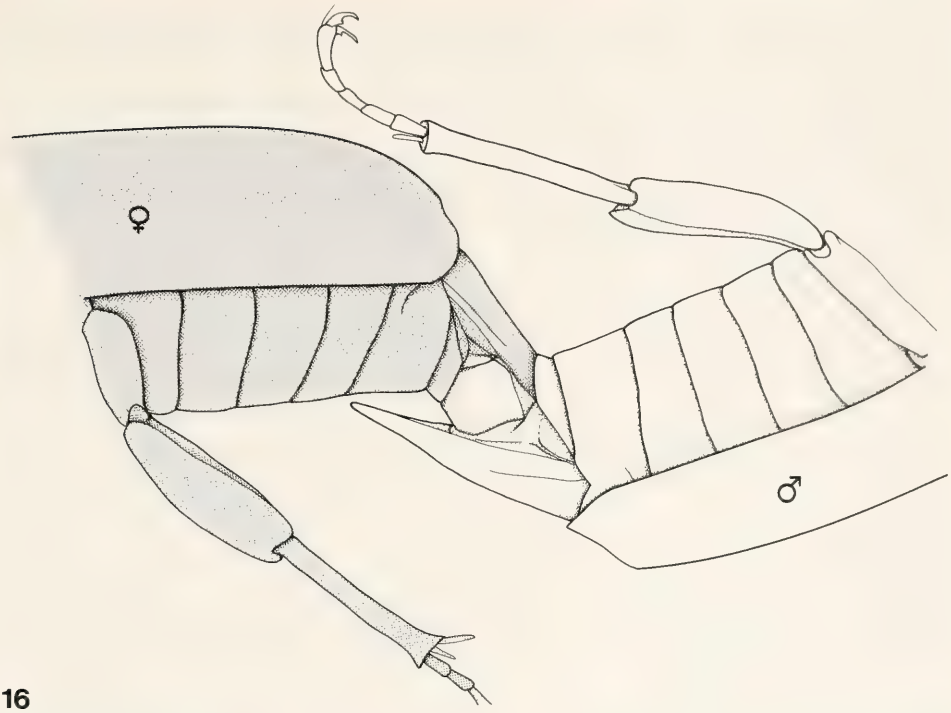
Abb. 15. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Sasbach; Kopulationsphase 3, von lateral. Linke Metatibia des ♂ apikal abgeschnitten. ♀ grau unterlegt. – Copulation phase 3, in lateral view. Left metatibia of ♂ apically cut off. ♀ grey.

keilförmigen Apex der Parameren schiebt sich durch den entstandenen Schlitz. Durch Kontraktion des M. phallobasoapodemo-phallicus dorsalis (N/N') werden die Parameren wieder gerade gestellt, so daß sie mit der Phallobasis eine gerade Linie bilden. Gleichzeitig wird der Aedoeagus, vermutlich durch starke Kontraktion der männlichen Kloaken-Schließmuskeln, noch weiter ausgefahren. In dieser Stellung werden die Parameren vollständig eingeführt, wobei der Vorschub des Tegmen vom Abdomen geleistet wird (Abb. 15).

Bei der Penetration werden Vulva und Kloake cranialwärts verschoben und bilden die funktionelle Verlängerung der relativ kurzen Vagina nach caudal, was durch Kontraktion von M. urotergoantecosta-cloacalis distalis (e/e'), M. urosternoantecosta-cloacalis (g/g') und M. urotergoantecosta-cloacalis proximalis (i/i') unterstützt wird. Der M. cloaca-vaginalis (k/k') kontrahiert sich mutmaßlich, um störende Taschenbildung im dorsocranialen Bereich der Vagina zu verhindern und einen praktikablen Eindringkanal zu bilden. Die ventralen Vaginalpalpen werden von den Parameren gegen die Kloaken-Membran gedrückt und verschließen die Öffnung des Ductus glandulae accessoriae.

Phase 4 (Hintüberkippen und Starre)

Kontraktion von M. spiculo-phallicus craniodistalis (B/B') und M. spiculo-phallicus cranioproximalis (C/C') bewirkt, vermittelt über die scm, einen Retraktionszug auf das Tegmen. Wird die Kloakenkammer nun leicht geöffnet, wird die Phallobasis in das Abdomen zurückgezogen. Unterstützend werden durch Kontraktion



16

Abb. 16. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Sasbach; Kopulationsphase 4, von lateral. ♀ grau unterlegt. – Copulation phase 4, in lateral view. ♀ grey.

von M. urotergoapodemo-spicularis distalis (E/E') und M. urotergoantecosta-phallicus (I/I') auch Spiculum und Genitaltasche leicht cranialwärts in Normalposition gezogen. Während des Retraktionsvorganges bleibt der Aedoeagus im Weibchen als Anker in fester Position, und der Körper des Männchens bewegt sich gemäß der bogenförmigen Einzugsbewegung der Phallobasis. Als Konsequenz ergibt sich das beobachtete Hintüberkippen. Während dieses Hintüberkippens wird der Pygidialprocessus des Weibchens ohne zusätzlichen Aufwand in die ventrale Membrantasche der scm eingeführt und dabei der Sternit VIII des Männchens unter den Sternit VII geschoben (Abb. 45). Ermöglicht wird dies durch die vergrößerte Intersegmentalmembran zwischen beiden Sterniten (Abb. 45). Der Winkel zwischen den Geschlechtspartnern beträgt nun annähernd 180° (Abb. 16, 45). Die penetrierten Parameren vergrößern die Öffnung der Kloakenkammer. Dadurch wird der M. urosterno-pleuralis (1/1') gedehnt, was eine Zugspannung auf das Pygidium des Weibchens hervorruft. Es entsteht ein Druck der Pygidialspitze von innen auf die Phallobasis, die wiederum von innen an das Pygidium des Männchens gedrückt wird. In gleicher Weise wird der männliche Pygidialapex von außen an das Sternum des Weibchens angelegt oder gar angepreßt. Zudem kommen folgende mechanische Gesperre zur Wirkung:

– Die ventralen, basalen Auslappungen der Parameren verhindern das Herausrutschen des weiblichen Pygidialprocessus aus dem Männchen, indem sie dem ventrobasalen Teil des Tergits viii des Weibchens anliegen oder gar Druck auf diesen ausüben (Abb. 45: Pfeil rechts von „T viii").

– Das weibliche Pygidium verankert sich mit einer lateralen, lappenartigen Bildung am Aedoeagus im ventralen Gelenkbereich zwischen Parameren und Phallobasis (Abb. 19: Pfeil).

– Der dorsoapikale Rand der Phallobasis wird vom ventrobasalen Rand des Tergits VIII fixiert (Abb. 45: Pfeil unter „Eph").

– Ein zu tiefes Einfahren des weiblichen Urits viii in das Männchen wird von einer ventrobasalen Rinne im männlichen Tergit VIII verhindert, in die sich der Caudalrand des weiblichen Sternits viii schiebt (Abb. 45: Pfeil rechts unterhalb „ins fcm").

– Die hakenförmigen Apices der Parameren schieben sich in laterale Falten an der Basis des Ductus bursae [Abb. 45: Pfeil bei „(ApexPm)"].

Diese Konstruktion entspricht der von Thilo im Jahre 1899 (p. 504) formulierten Regelhaftigkeit: „Ueberall dort, wo es erforderlich ist, einen Körperteil dauernd in einer und derselben Stellung zu erhalten, finden wir das Bestreben, diese Arbeit den Muskeln durch Sperrvorrichtungen abzunehmen." Im vorliegenden Falle wirken sklerotisierte Strukturen (Pygidialprocessus, laterale Lappen, Apices der Parameren, Urite) und die Elastizität der Membranen und Muskeln zusammen, um kräftesparend die Kopulationsposition zu fixieren.

In dieser Position kann die Spermatophoren-Substanz übertragen werden. Hierzu muß der Endophallus ausgestülpt werden. Der Apex der Parameren liegt bereits unter der Öffnung des Ductus bursae (Abb. 24). Der M. phallobasoapodemophallicus dorsalis (N/N') kontrahiert sich und öffnet die Parameren, das heißt bewegt sie voneinander weg und gibt die Einstülpungsöffnung des Endophallus am Apex der Parameren frei. Der gesamte Endophallus wird durch Kontraktion des M. phallobaso-endophalloapodemalis (O/O') caudalwärts verschoben. Kontraktionswellen des M. endophalloapodemalis (S) schieben die Spermatophorenmasse caudad durch den Endophallus. Es ist nun anzunehmen, daß

– a) durch wellenförmige Kontraktionen von M. endophallicus externus (R), M. endophalloapodemalis (S) und M. endophalloapodemo-endophallicus (T/T') im Zusammenspiel mit dünnen, mikroskopisch kleinen Stacheln, die den Endophallus bedecken (Landa 1960a: Taf. 1, Abb. 2) und ein Zurückrutschen verhindern,

– b) durch den caudalwärts gerichteten Schub der Spermatophorenmasse, was Landa (1960a: 311) ohne Begründung ablehnt, und

– c) vermutlich auch unter Beteiligung von Hämolymphdruck

die Ausstülpung des Endophallus erreicht wird (vergleiche Landa 1960a: 310). Zwischen äußerer und innerer Endophallus-Membran befindet sich ein abgeschlossenes Lumen (Abb. 44–48: CavEph). Bei Erhöhung des Innendrucks dieses Lumens, entfaltet sich der Endophallus und streckt sich caudalwärts.

Der Endophallus stülpt sich in die Bursa copulatrix hinein und wird danach, ca. 30' bis 1 h nach Beginn der Kopulation, von der Spermatophorenmasse gefüllt (Landa 1960a: 311). Craniad gerichtete, breite, mikroskopisch kleine Stacheln auf dem paarigen apikalen Endophallussklerit (Landa 1960a: Taf. 1, Abb. 3), die dem Ductus bursae fest anliegen, verhindern ein Zurückrutschen des Endophallus. Die Bursa wird prall und vergrößert sich, wobei der M. bursae gedehnt wird. Zu klären bleibt, ob die lang anhaltenden Pumpbewegungen des Weibchens nur ein Zeichen der Erregung sind oder auch an der Formung der Spermatophore mitwirken.

Nach einigen Stunden ist die Insemination beendet. „The duration of the copulation is mainly caused by the changes taking place in spermatophore, prior to the ac-

tivation of spermatozoa and by the preparation of spermatozoa for the transit into receptaculum seminis which must be effected sooner before the digestion of spermatophore by enzymes of the bursa." (LANDA 1960a: 311). Durch Kontraktion des M. endophalloapodemo-endophallicus (T/T') wird der ausgestülpte Teil des Endophallus zwischen die Parameren zurückgezogen, wobei die Spermatophore durch das Orificium endophalli freigegeben wird (Abb. 21, 22: OrifEph; cf. LANDA 1960a: 303, Abb. 2) und in der Bursa copulatrix zurückbleibt. Der Endophallus wird durch Kontraktion des M. endophalloapodemo-endophallicus (T/T') in seine Ruheposition eingefaltet, wobei der caudale Apex des proximalen Endophallus-Sklerits die craniale Grenze markiert, über die hinaus keine Einfaltung mehr möglich ist, das heißt es erfolgt keine Knickung des Sklerits. Durch Erschlaffung des M. phallobasoapodemo-phallicus dorsalis (N/N') schließen sich die Parameren nach dem Rückzug des Endophallus wieder.

Die Weibchen von *Melolontha melolontha* sind polygam. Wenn sich bereits ein bis drei (LANDA 1960a: 301) mehr oder weniger resorbierte Spermatophoren in der Bursa copulatrix befinden, das heißt wenn sich der zur Verfügung stehende Innenraum verändert, dann nimmt auch die zusätzlich eingebrachte Spermatophore eine andere Form an: Diese wird dem Rest der bereits in der Bursa befindlichen aufgelagert, was zur Erweiterung des dorsalen Bereichs des Ductus bursae führt, so daß die Grenze zwischen Ductus und Corpus bursae nicht mehr erkennbar ist. Da der Ductus bursae dehnbar ist, aber beim Einbringen der ersten Spermatophore nicht gedehnt wird, kann die Form der Spermatophore nicht nur von der Form der Bursa copulatrix abhängig sein. Die konstruktiven Vorgaben des übertragenden Organs, des ausgestülpten Endophallus, und die Menge der Spermatophoren-Substanz sind an der Formgebung der Spermatophore ebenso beteiligt. Unterstützt wird diese Annahme durch EBERHARDS (1992: 1776) Beobachtung, daß in der Gattung *Macrodactylus* die Spermatophoren artspezifisch geformt sind, nicht jedoch die Bursae copulatrices. Allerdings weicht bei dieser Gattung die Übertragungsweise von derjenigen bei *Melolontha* ab.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Form der Spermatophore abhängig ist von

- a) der Form des freien Innenraumes der Bursa copulatrix,
- b) der Menge der übertragenen Substanz und
- c) der Form des ausgestülpten Endophallus.

Die Spermatophore besteht ausschließlich aus Substanzen aus dem männlichen Hoden und den männlichen Glandulae accessoriae (LANDA 1960a,b). Bei manchen anderen Scarabaeoidea wird der Rest der verbrauchten Spermatophore vor einer erneuten Kopulation ausgestoßen, bei *Melolontha* hingegen wird die Spermatophoren-Substanz resorbiert (LANDA 1960a: 307). Der Musculus bursae (t) dient bei *Melolontha* daher nicht zum Ausstoßen verbrauchter Spermatophorenreste, wie dies bei den anderen Taxa zu vermuten ist. Dies erklärt die Dünnheit der Muskelschicht im Endbereich des Corpus bursae. Zum Ausstoßen wäre gerade in diesem Bereich eine kräftige, stark kontraktionsfähige Muskellage notwendig.

Phase 5 (Trennung)

Um festen Halt zu finden, das heißt um ein Widerlager für das Herausziehen der Parameren aus der Vagina zu schaffen, beugt sich das Männchen nach vorn und nimmt wieder die aufreitende Position auf dem Weibchen ein. Dabei wird der

Aedoeagus, wohl durch seine stabile Position im Weibchen, aus dem männlichen Abdomen maximal ausgefahren. Danach kontrahieren sich M. urotergoapodemo-spicularis distalis (E/E') und M. urotergoantecosta-phallicus (I/I'), wodurch das Spiculum gastrale craniad verschoben wird, wobei es über die gedehnte scm den Aedoeagus mit sich zieht.

Möglicherweise wird durch die Kontraktion des M. spiculo-phallicus caudalis (F/F') die Verspannung des Aedoeagus und seiner Genitaltasche gelockert, um durch Dreh- und Scherbewegungen den Austritt aus der Vagina zu erleichtern.

Es existieren keine Aedoeagus-Retraktoren. Der Aedoeagus wird nicht in einem Zuge eingezogen. Der erste Abschnitt des Einziehens geschieht vermutlich durch die Elastizität der gespannten scm. Der endgültige Einzug dürfte hauptsächlich durch oszillierende Schließbewegungen der Kloake (Tergit und Sternit VIII) bewirkt werden, die das Tegmen sukzessive einschieben, was durch dessen sich apikalwärts verjüngende Form ermöglicht wird.

Beim Einfahren kontrahieren sich der rechte M. spiculo-phallicus craniodistalis (B') und der rechte M. spiculo-phallicus cranioproximalis (C'), wodurch der Aedoeagus im Uhrzeigersinn um seine Längsachse gedreht und damit in seine Ruheposition (Seitenlage) gebracht wird. Auch diese Drehbewegung unterstützt das Einfahren. Wenn die hakenförmigen Apices der Parameren die Kloaken-Öffnung passieren, liegt der Aedoeagus bereits so weit auf der Seite, daß sie sich im Öffnungsbereich nicht mehr verhaken können.

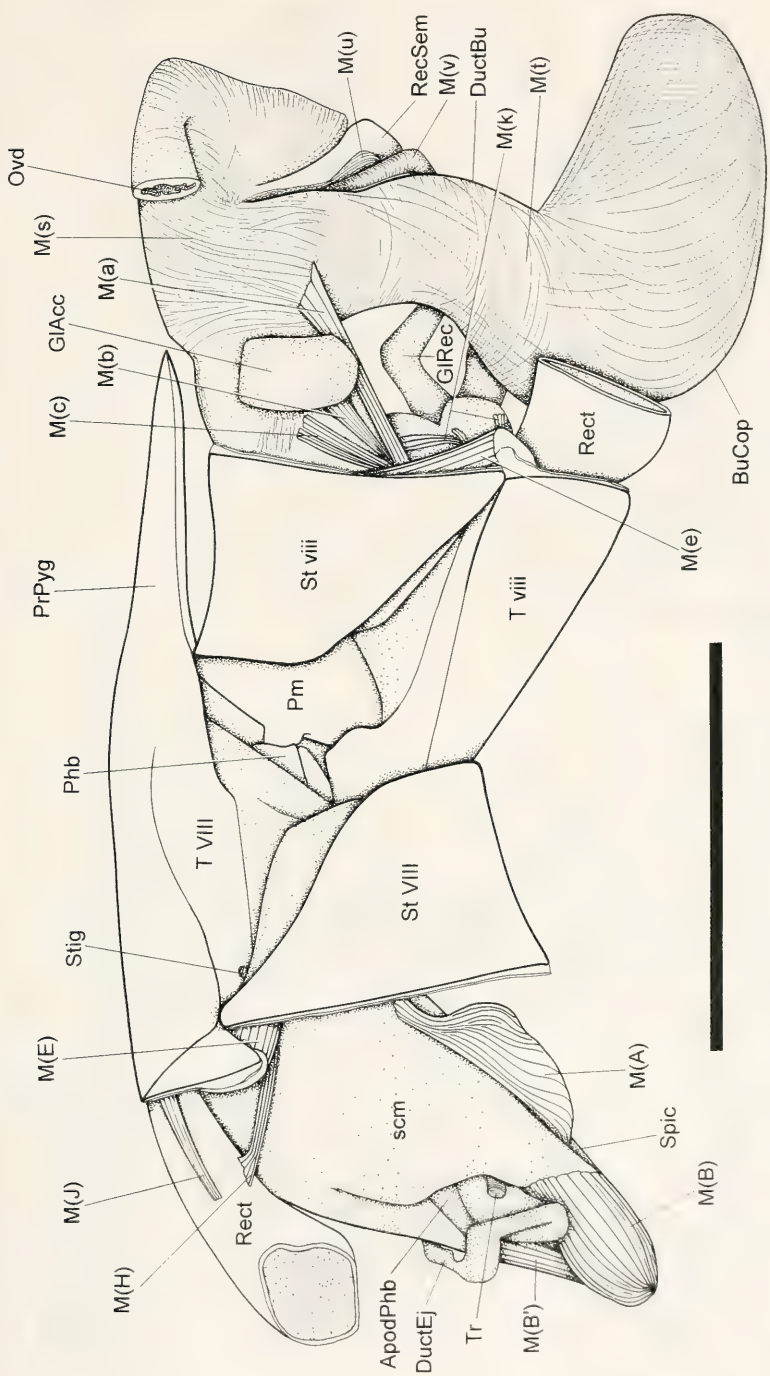
Durch Kontraktion des M. phallobasoapodemo-endophallicus ventralis (P/P') oder aber durch Erschlaffen des M. phallobaso-endophalloapodemalis (O/O') wird der eingestülpte Endophallus craniad in seine Ruheposition verschoben. M. urosterno-pleuralis (1/1') und die M. urotergo-sternales (2/2' unter anderem) kontrahieren sich und schließen die Kloake.

Beim Weibchen kontrahieren sich M. urotergo-cloacalis distalis (d/d') und M. urotergo-cloacalis proximalis (l/l'), um die Vagina und die Kloake caudad in Ruheposition zu bringen.

Die Kopulation ist beendet.

Anmerkung zur Phylogenie

Bei Lamellicornia wurde die Übertragung der Spermatophore nur noch bei mittelamerikanischen Arten der Genera *Phyllophaga* (Eberhard 1993a) und *Macrodactylus* (Eberhard 1993b), bei der neuseeländischen *Costelytra zealandica* (White) (Stringer 1990) (alle: Melolonthinae) sowie beim afrotropischen, in die Australis eingeschleppten Nashornkäfer *Heteronychus arator* (F.) (Dynastinae) untersucht (Johannesson 1975). Bei *Phyllophaga* wird der Endophallus nur in den Basalbereich der Bursa copulatrix (= „bursa" sensu Eberhard; = Cranialbereich der Vagina?) eingeführt, wohingegen der sich anschließende „bursa sac duct" und der apikale „bursa sac" vom Corpus des Endophallus nicht erreicht werden. Nur ein dünner, fingerförmiger Fortsatz, das „Flagellum" (sensu Eberhard 1993a: 684), dringt bis in den Ductus bursae, selten bis in das Corpus bursae vor. Die Übertragungsweise des Spermas oder einer Spermatophore bleibt jedoch ungeklärt. Bei *Macrodactylus* wird die relativ kleine Spermatophore in der Vagina an der Mündung des Ductus receptaculi abgelegt. Der Endophallus stülpt sich nicht in das Corpus der Bursa copulatrix ein, dient jedoch als „mould for the spermatophore" (Eberhard 1993b: 59). Allerdings ist der Übertragungsmechanismus noch nicht vollständig geklärt: „The means by



17

Abb. 17. *Melolontha melolontha* ♂ (links) + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane und Urite VIII von lateral. Maßstab für Abb. 17–48: 5 mm. – Copulation phase 4, copulatory apparatus and urites VIII in lateral view. Scale bar figs. 17–48: 5 mm.

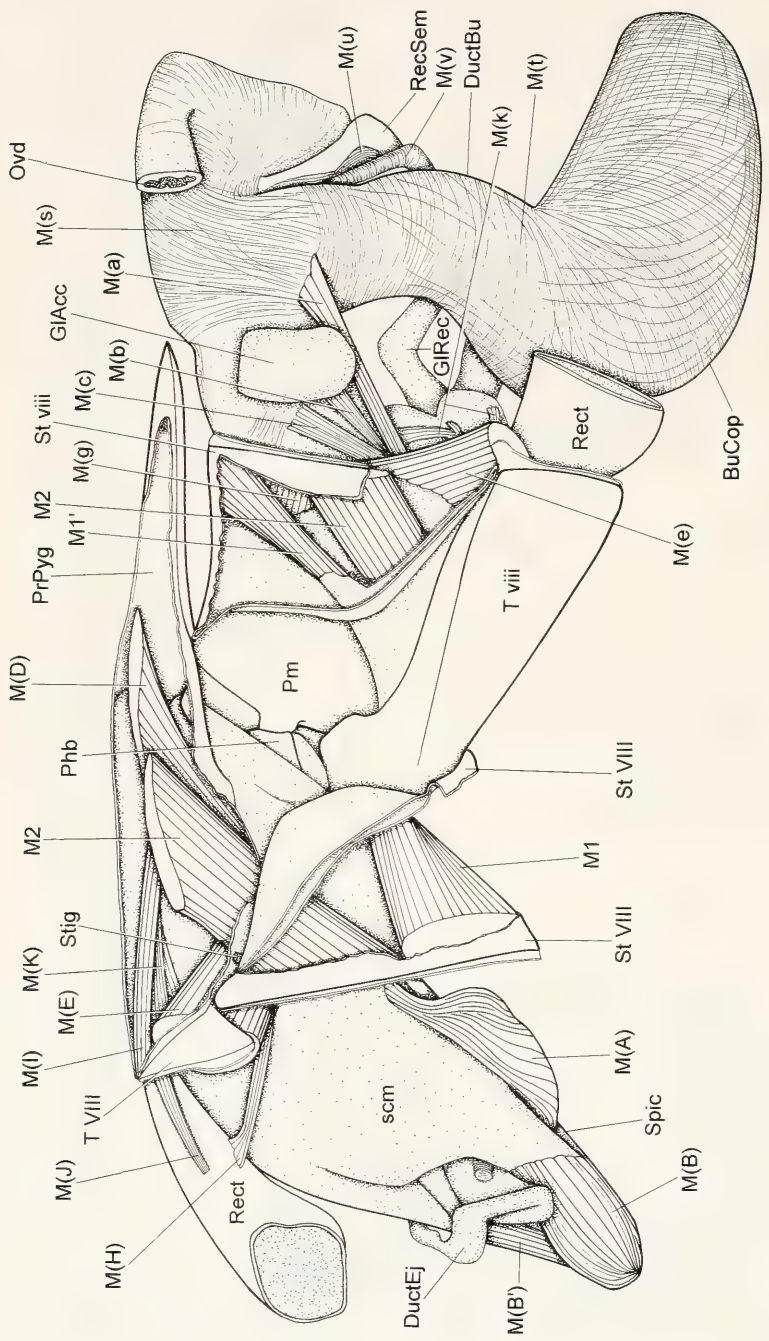
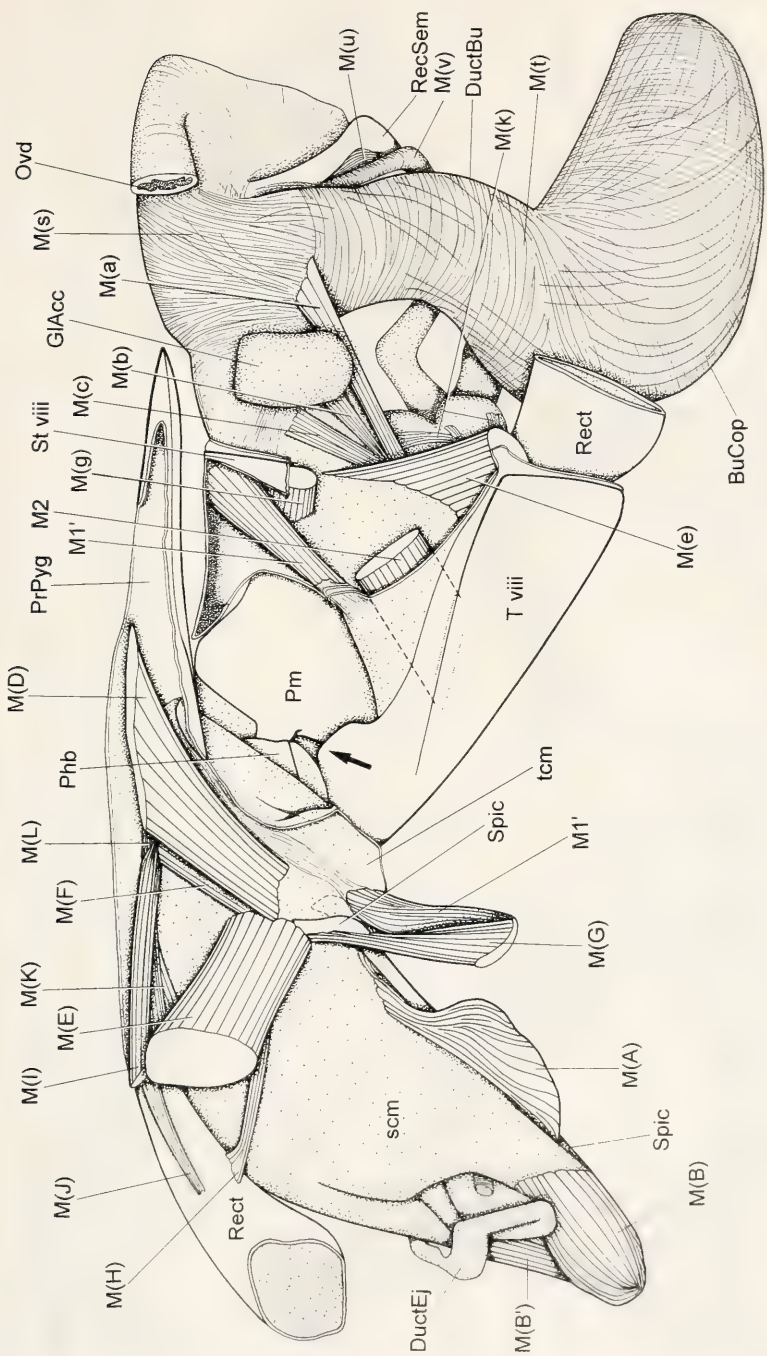
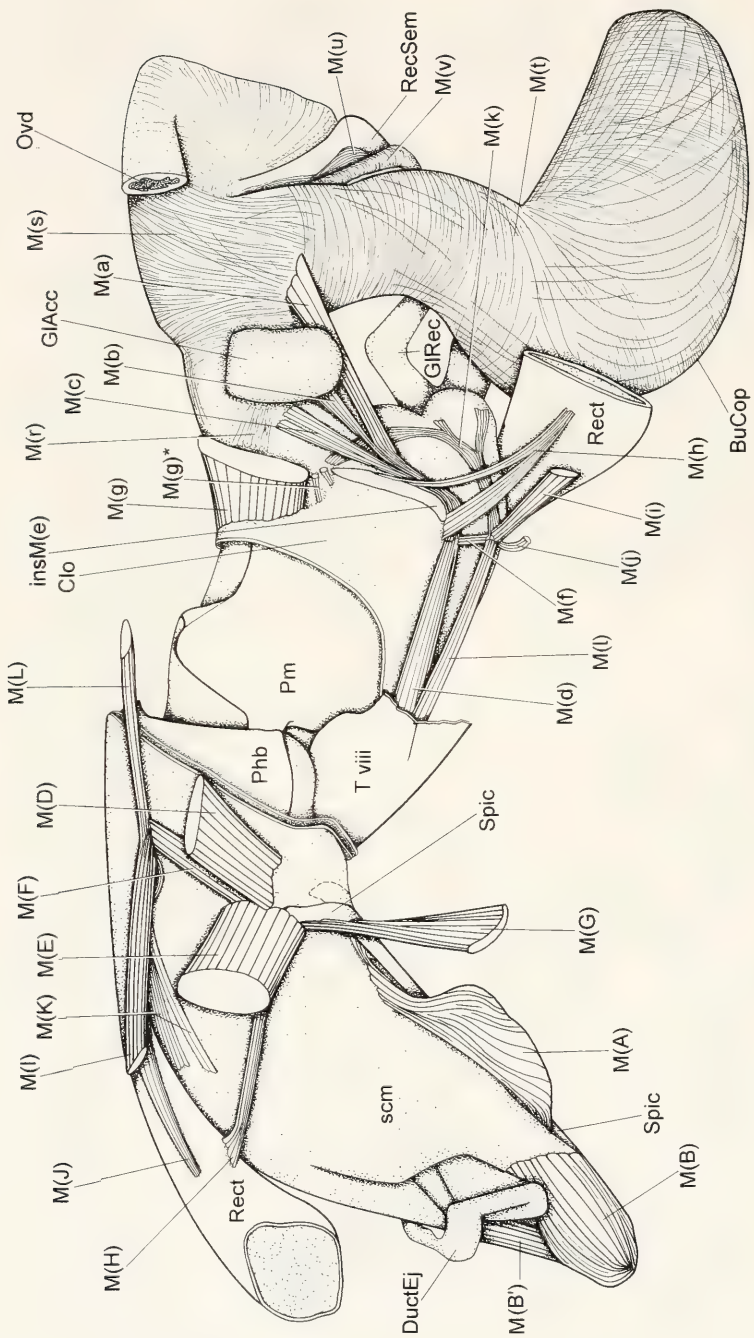


Abb. 18. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane und Urite VIII von lateral. Sternit VIII, Tergit VIII und Sternit viii lateral aufpräpariert. – Copulation phase 4, copulatory apparatus and urites VIII in lateral view. Sternite VIII, tergite VIII, and sternite viii laterally opened.



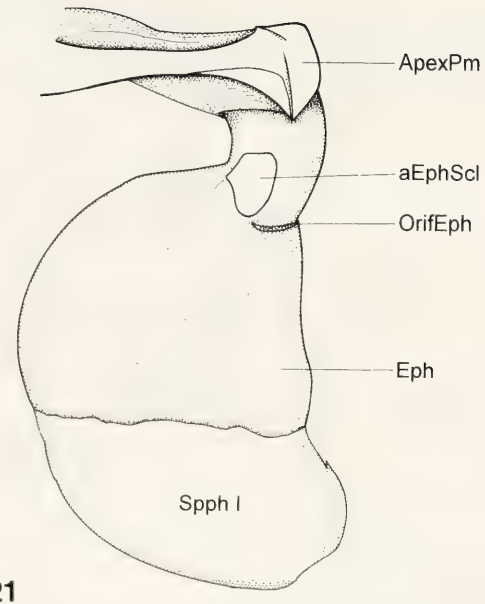
19

Abb. 19. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane und Urite VIII von lateral. Sternit VIII mit M1 und M2, cranio-lateraler Teil des Tergits VIII, lateraler Bereich des Sternits viii sowie der dort entspringende, basale Abschnitt des M2' wurden entfernt. Pfeil: Verankerung des weiblichen Pygidium am männlichen Tegmen. – Copulation phase 4, copulatory apparatus and urites VIII in lateral view. Sternite VIII including M1 and M2, cranio-lateral part of tergite VIII, lateral part of sternite viii including the originating, basal part of M2' removed. Arrow: anchoring of female pygidium at male tegmen.

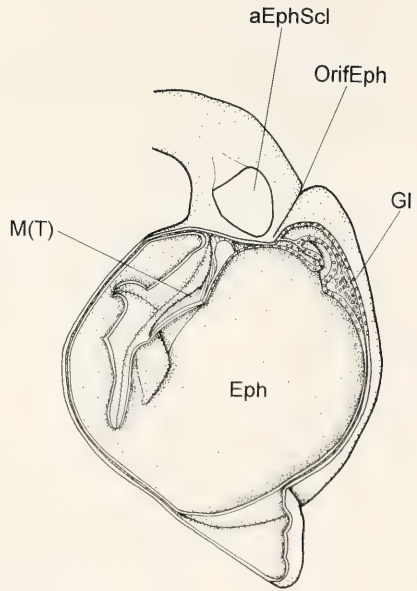


20

Abb. 20. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Onstmettingen; Kopulationsorgane von lateral. Gesamter Urit VIII, M1', basale Abschnitte von M(D) und M(E), Sternit viii mit caudalem Abschnitt der Vagina, cranialer Teil des Tergits viii, M1, M2' und M(e') wurden entfernt. M(j') wurde von der Insertion abpräpariert. Nachfolgender Präparationsschritt: Abb. 24. – Copulation phase 4, copulatory apparatus in lateral view. Whole urite VIII, M1', basal parts of M(D) and M(E), sternite viii including caudal part of vagina, cranial part of tergite viii, M1, M2', and M(e') removed. M(j') cut off at insertion. Following preparation: Fig. 24.



21



22

Abb. 21. *Melolontha melolontha* ♂, Sasbach; Kopulationsphase 4, Apex des Aedoeagus + alte Spermatophore (Restinhalt der Bursa copulatrix) von lateral. – Copulation phase 4, aedeagal apex and old spermatophore (remainder in bursa copulatrix) in lateral view.

Abb. 22. *Melolontha melolontha* ♂, Sasbach; Kopulationsphase 4, ausgestülpter Endophallus beim Übertragen der Spermatophore in eine bereits gefüllte Bursa copulatrix, von lateral; lateral geöffnet, Spermatophore entfernt. Das Orificium endophalli ist nicht angeschnitten (Paramedianschnitt). Methylenblau-gefärbte Drüsenzellen (Gl) sind durch Kreise angedeutet. – Copulation phase 4, extruded endophallus during spermatophore transfer in a bursa already stuffed, in lateral view; laterally opened, spermatophore removed. Orificium endophalli not cut (paramedian section). Methylene blue stained glandular cells are indicated by small circles.

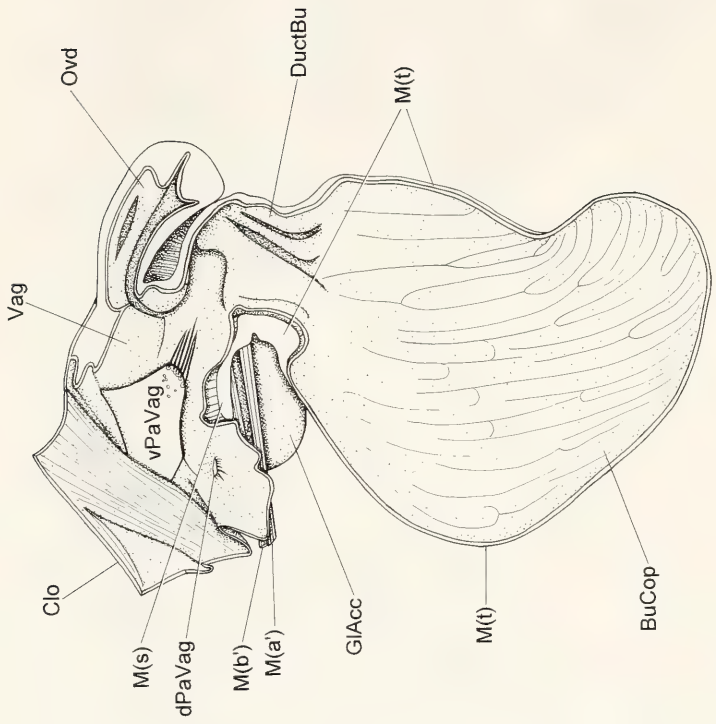
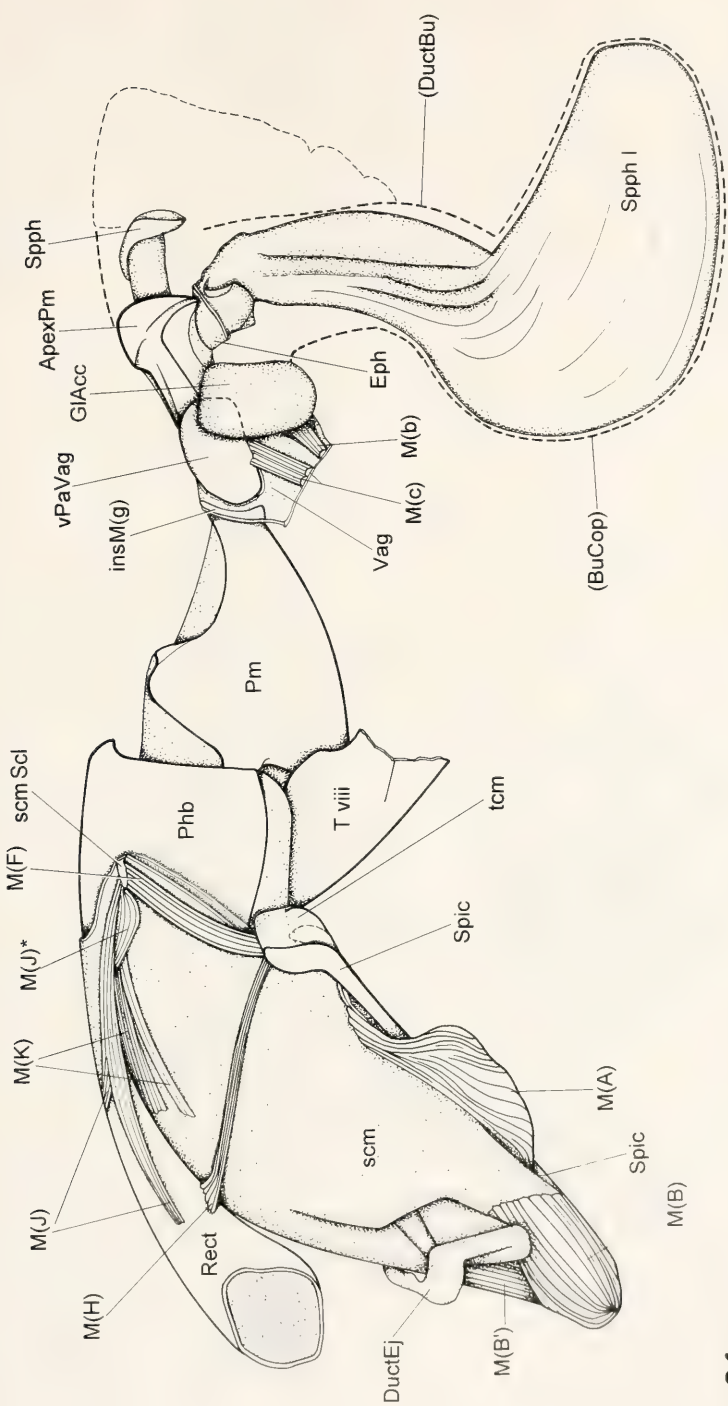


Abb. 23. *Melolontha melolontha* ♀, Sasbach; Kopulationsphase 4 beim Übertragen einer zweiten Spermatophore, cranialer Bereich der Vagina, caudaler Bereich des Oviductus und Bursa copulatrix von lateral; lateral geöffnet, Aedoeagus mit Endophallus entfernt. – Copulation phase 4 during transfer of second spermatophore, cranial part of vagina, caudal part of oviduct, and bursa copulatrix in lateral view; laterally opened, aedeagus and endophallus removed.



24

Abb. 24. *Melolontha melolontha* ♂ (links) + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane von lateral. Vorangehender Präparationsschritt: Abb. 20. M(D), M(E), M(G), M(I), M(L), Vagina bis auf einen kurzen Abschnitt um die ventralen Vaginalpalpen mit den meisten Muskeln, Oviductus, Bursa copulatrix und ausgestülpter Teil des Endophallus wurden entfernt, so daß die Spermatophore freiliegt. Der ausgestülpte Endophallus wird in Abb. 21 und 22 dargestellt. Ventraler Vaginalpalpus freigelegt. – Copulation phase 4, copulatory apparatus in lateral view. Preceding preparation: Fig. 20. M(D), M(E), M(G), M(I), M(L), oviduct, bursa copulatrix, extruded part of endophallus, and vagina including most muscles with the exception of a short part around the vaginal palps removed; spermatophore is visible. Ventral vaginal palp laid open.

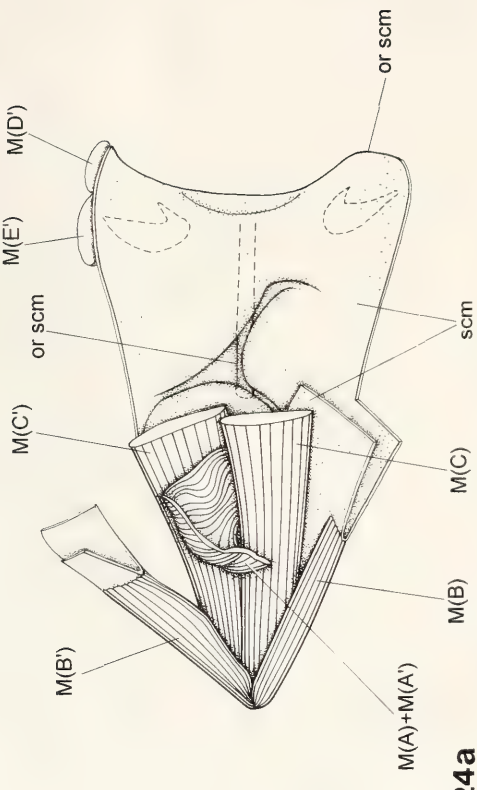


Abb. 24a. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, separiertes Spiculum gastrale von dorsal mit anhängender „second connecting membrane" und Muskulatur. M(A)+(A') sind direkt an der Origo abgeschnitten. Um die Origo der „second connecting membrane" darzustellen, wurde deren innere Lage auf der linken Körperseite (in der Zeichnung oben) unter M(C) und M(C') abgeschnitten, so daß sie hier nicht sichtbar ist. – Copulation phase 4, separated spiculum gastrale with second connecting membrane and musculature, in dorsal view. M(A)+M(A') are cut off at their origin. To show the origin of second connecting membrane, its inner layer is cut off on the left body side under M(C) and M(C') (upper part of the figure) and hence not visible there.

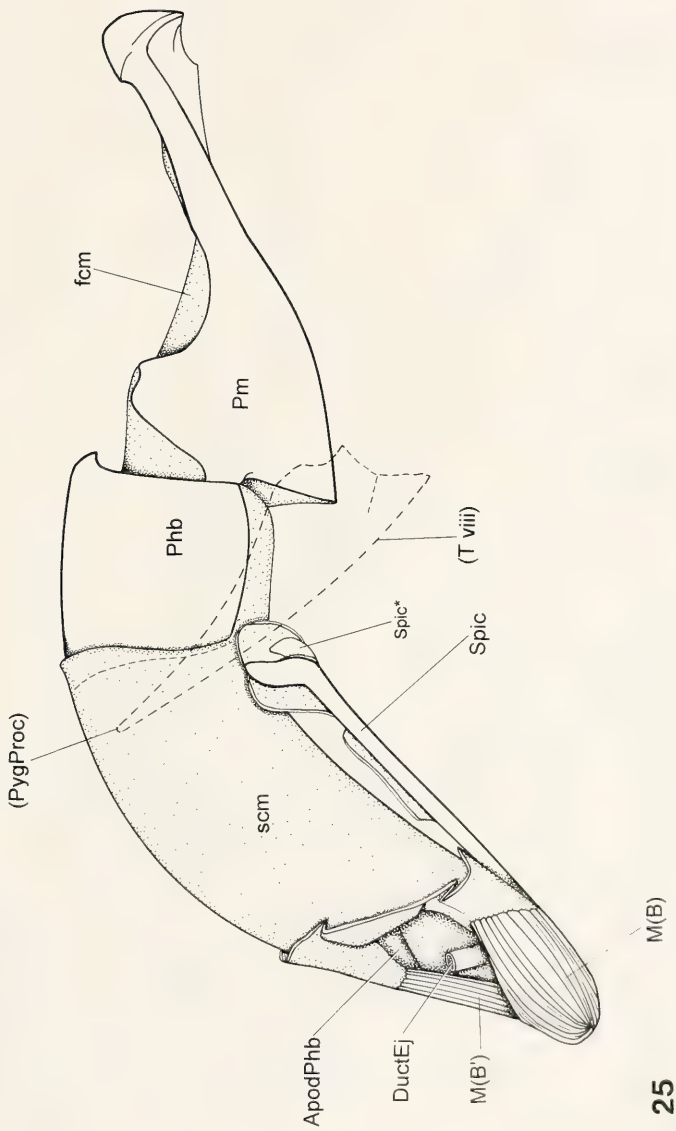


Abb. 25. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane von lateral. Äußere Lage der „second connecting membrane" (Kloaken-Membran) mit Rectum und Muskulatur, Vagina und Spermatophore wurden entfernt. Die Position des Tergits viii ist gestrichelt eingezeichnet. – Copulation phase 4, copulatory apparatus in lateral view. Outer layer of second connecting membrane (cloacal membrane) including rectum and musculature, vagina, and spermatophore removed. Position of tergite viii marked by dotted line.

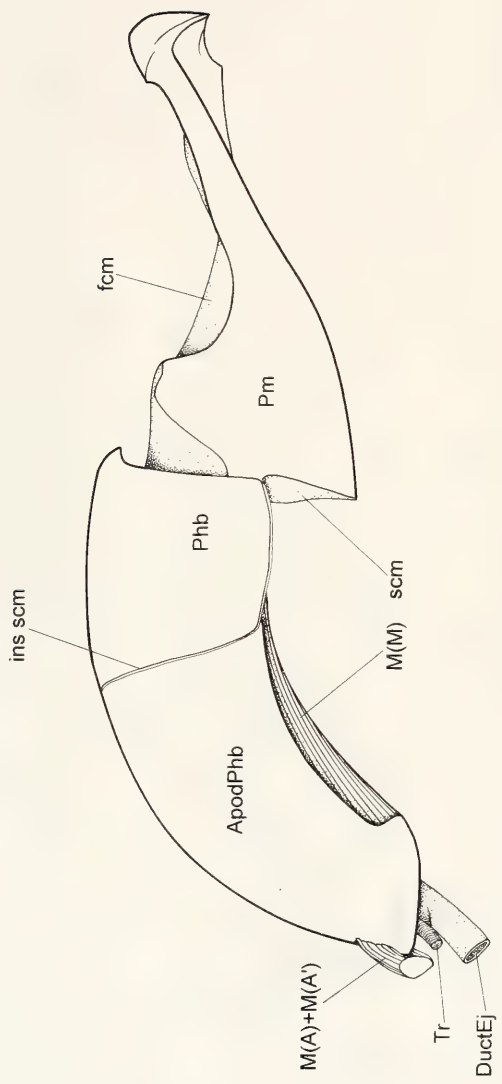


Abb. 26. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Aedoeagus von lateral. Spiculum gastrale, M(B), M(B') und „second connecting membrane" entfernt. – Copulation phase 4, aedeagus in lateral view. Spiculum gastrale, M(B), M(B'), and second connecting membrane removed.

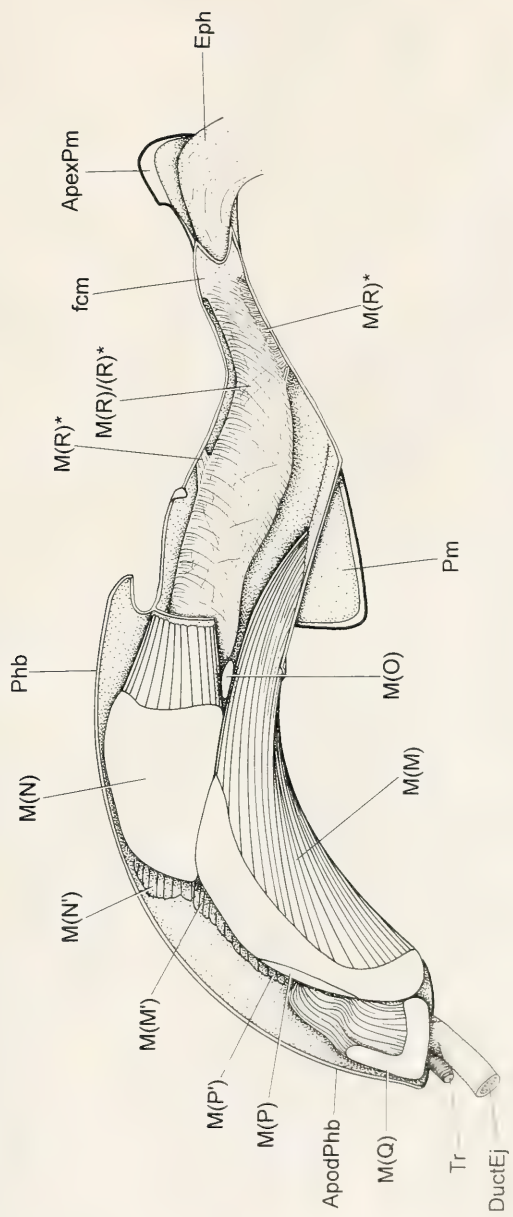


Abb. 27. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Aedoeagus von lateral, lateral aufpräpariert. – Copulation phase 4, aedeagus in lateral view, laterally opened.

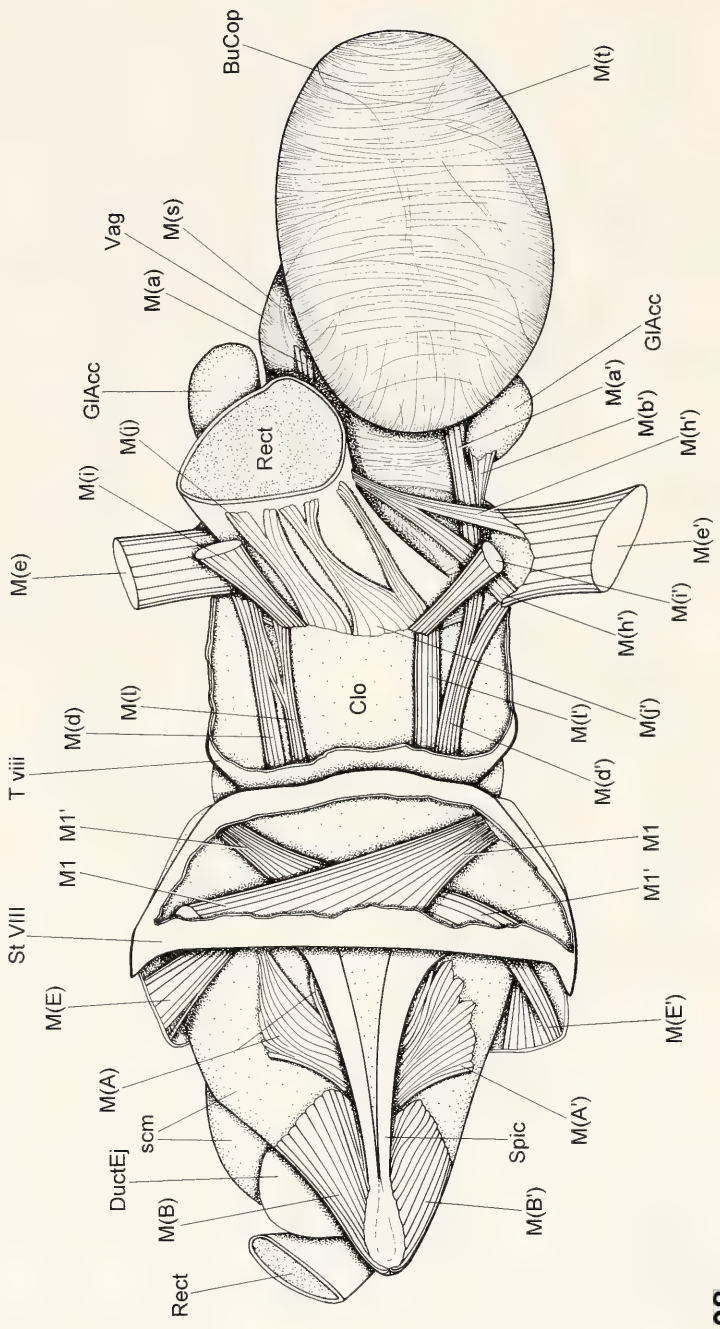
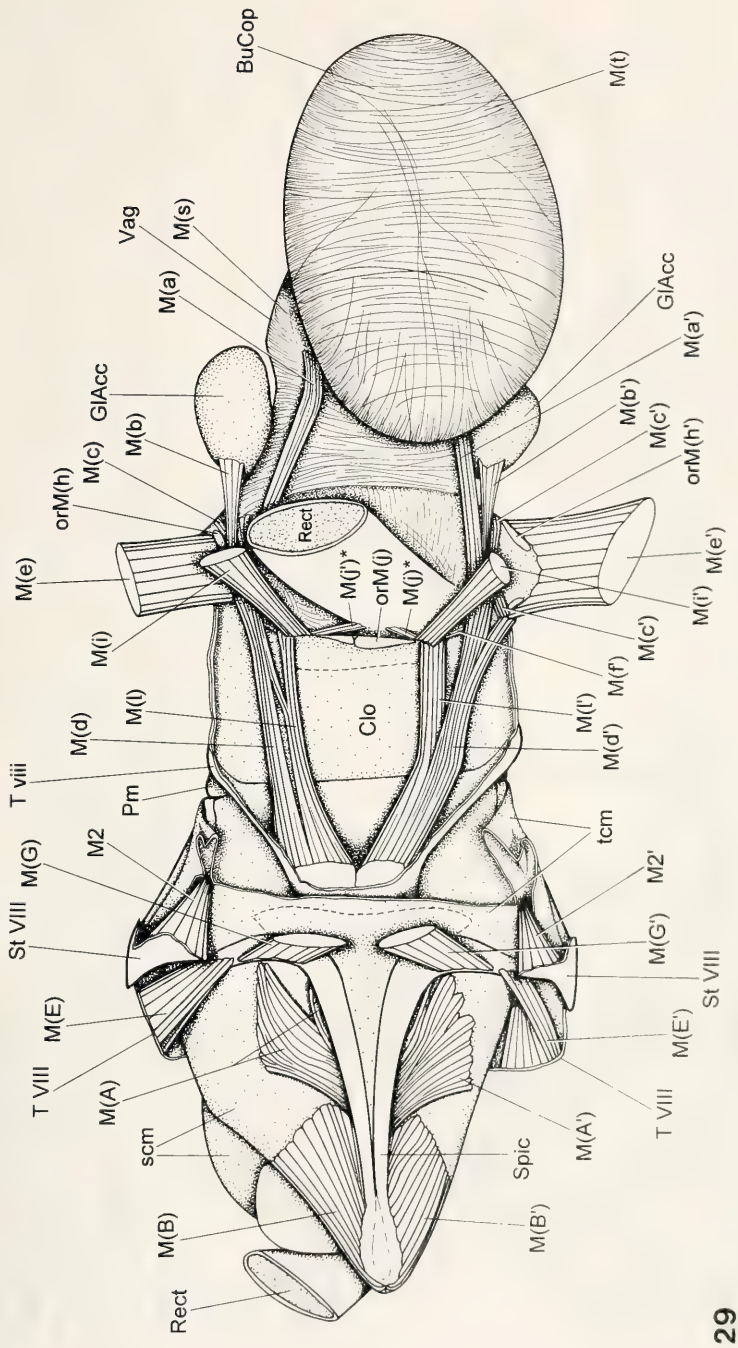


Abb. 28. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane und Urite VIII von ventral (♂ links) bzw. dorsal (♀). Sternit VIII diskal aufpräpariert, cranialer Bereich des Tergits viii entfernt. – Copulation phase 4, copulatory apparatus and urites VIII in ventral (♂ left)/dorsal (♀) view. Sternite VIII discally opened, cranial part of tergite viii is removed.



29

Abb. 29. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane und Urite VIII von ventral (♂) bzw. dorsal (♀). Größter Teil des Sternits VIII, Diskalbereich des Tergits viii, M(h), M(h'), M(j), M(j') und präapikaler Teil des Rectum entfernt. Der craniale Teil des Spiculum gastrale ist gestrichelt eingezeichnet. – Copulation phase 4, copulatory apparatus and urites VIII in ventral (♂)/dorsal (♀) view. Most of sternite viii, discal part of tergite viii, M(h), M(h'), M(j), M(j'), and preapical part of rectum removed. Dotted line: cranial part of spiculum gastrale.

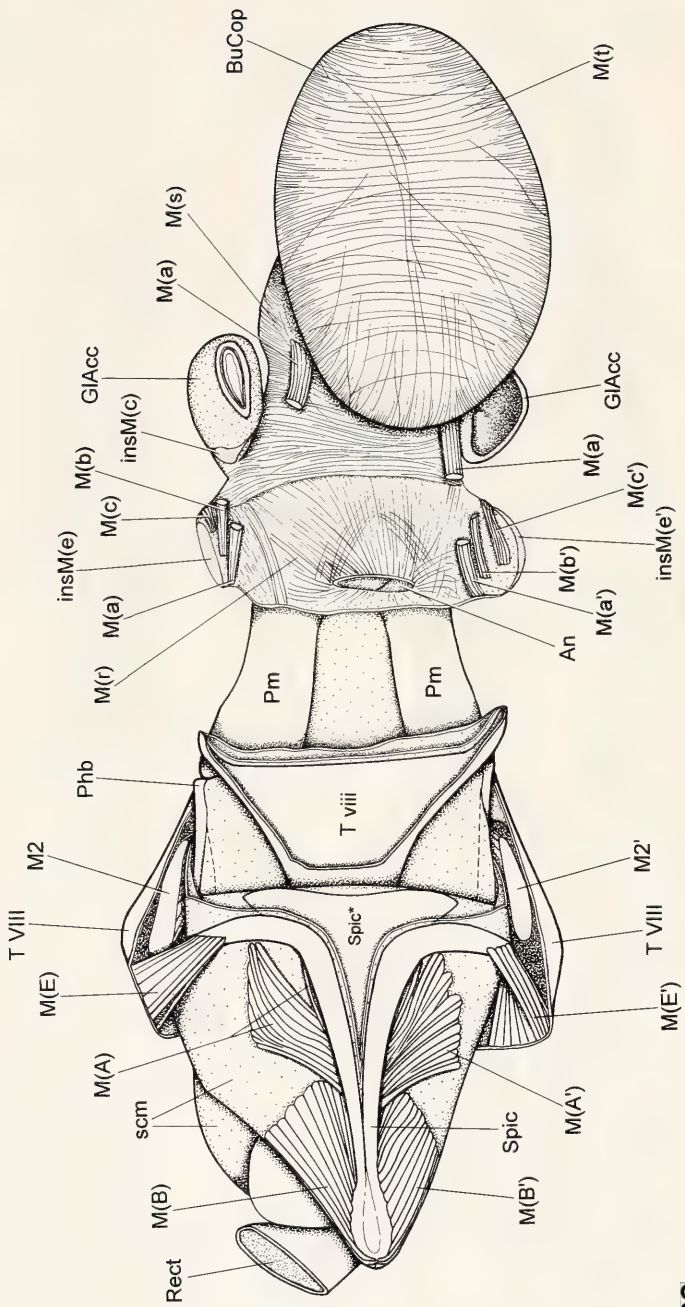
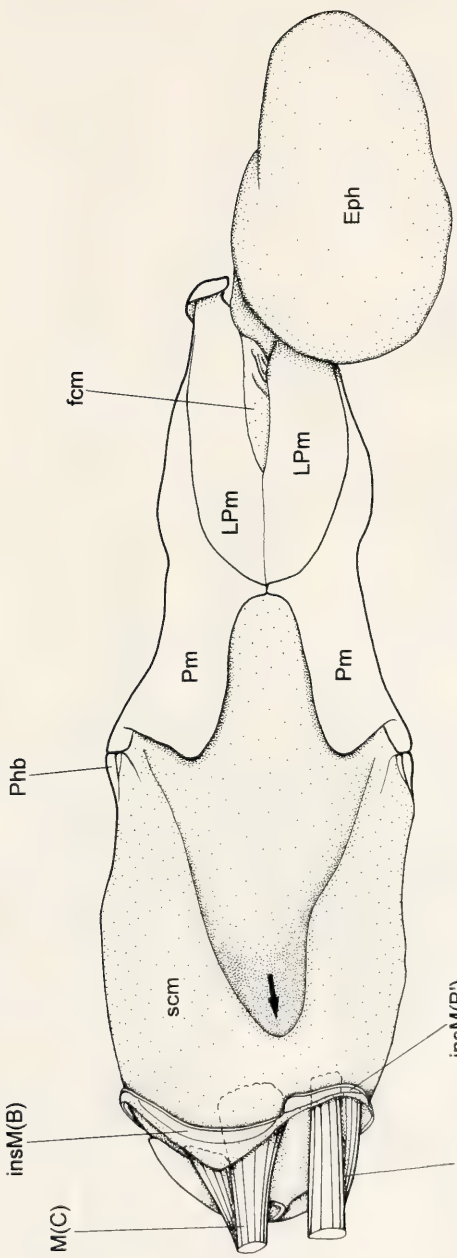


Abb. 30. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane und Urite VIII von ventral (♂) bzw. dorsal (♀). Reste des Sternits VIII, basaler Abschnitt von M2 und M2', M(G), M(G'), der größte Teil der „third connecting membrane", Kloaken-Membran des Tergits viii, weibliches Rectum, M(d), M(d'), M(e), M(e'), M(f), M(f'), M(i), M(i'), M(j)* und M(j')* wurden entfernt. Rechte Glandula accessoria (in der Zeichnung oben) angeschnitten. – Copulation phase 4, copulatory apparatus and urites VIII in ventral (♂)/dorsal (♀) view. Remainder of sternite VIII, basal parts of M2 and M2', M(G), M(G'), most of the third connecting membrane, cloacal membrane of tergite viii, female rectum, M(d), M(d'), M(e), M(e'), M(f), M(f'), M(i), M(i'), M(j)*, and M(j')* removed. Right female glandula accessoria (in the upper part of the figure) opened.



31

Abb. 31. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Aedoeagus von ventral. Alle weiblichen Teile, Tergit VIII, Spiculum gastrale mit anhängender äußerer Lage der „second connecting membrane", M2, M2', apikaler Abschnitte von M(A) und M(A'), M(B), M(B'), M(E), M(E') und Rectum entfernt. Der Pfeil deutet in die Tasche der „second connecting membrane", die den weiblichen Pygidialprocessus aufnimmt. – Copulation phase 4, aedeagus in ventral view. All female parts, tergite VIII, spiculum gastrale including outer layer of second connecting membrane, M2, M2', apical parts of M(A) and M(A'), M(B), M(B'), M(E), M(E'), and rectum removed. The arrow indicates the pouch in which the female pygidial processus is situated during copulation.

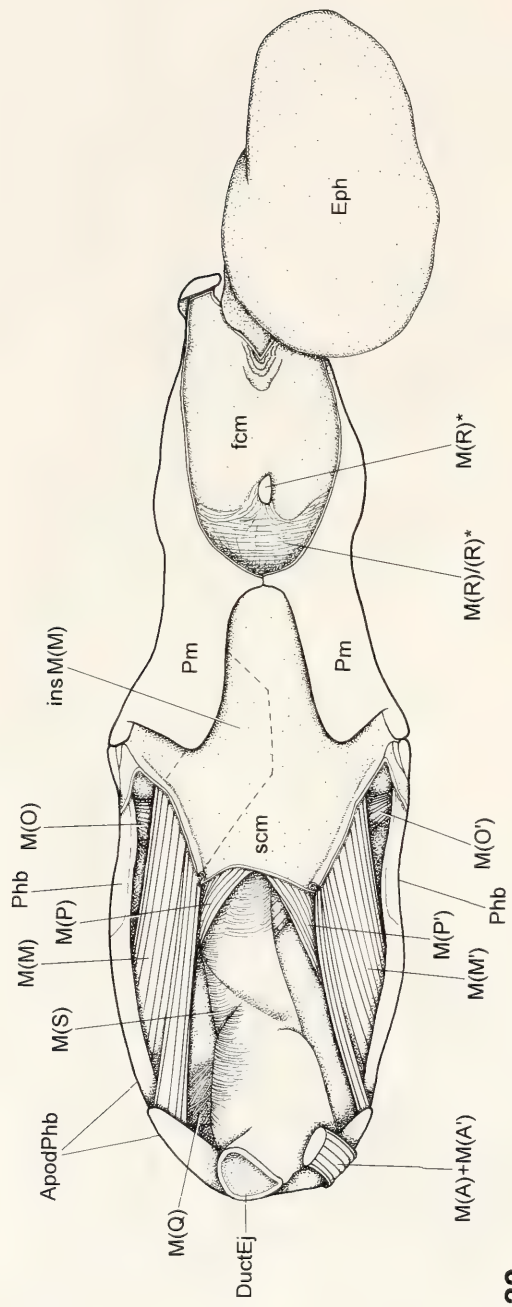


Abb. 32. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Aedoeagus von ventral. M(C), M(C'), große Teile der „second connecting membrane" und ventrale Laminae der Parameren wurden entfernt. Der Insertionsbereich von M(M) auf der Innenseite der „second connecting membrane" ist gestrichelt markiert. – Copulation phase 4, aedeagus in ventral view. M(C), M(C'), most of the second connecting membrane, and ventral parameral laminae removed. Insertion of M(M) at the inner side of the second connecting membrane is marked by dotted line.

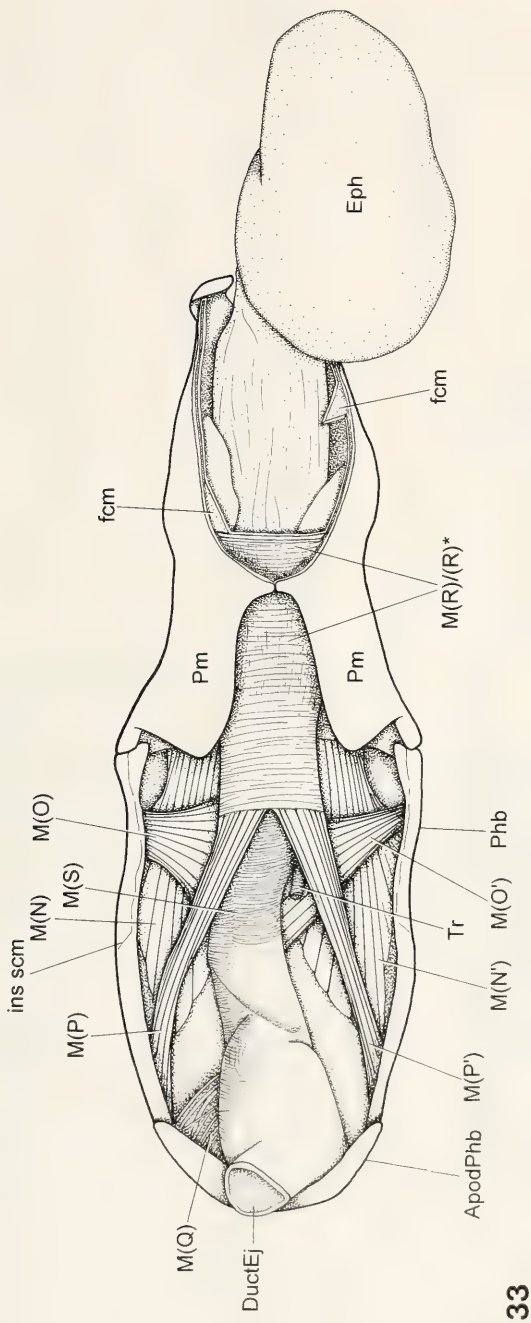
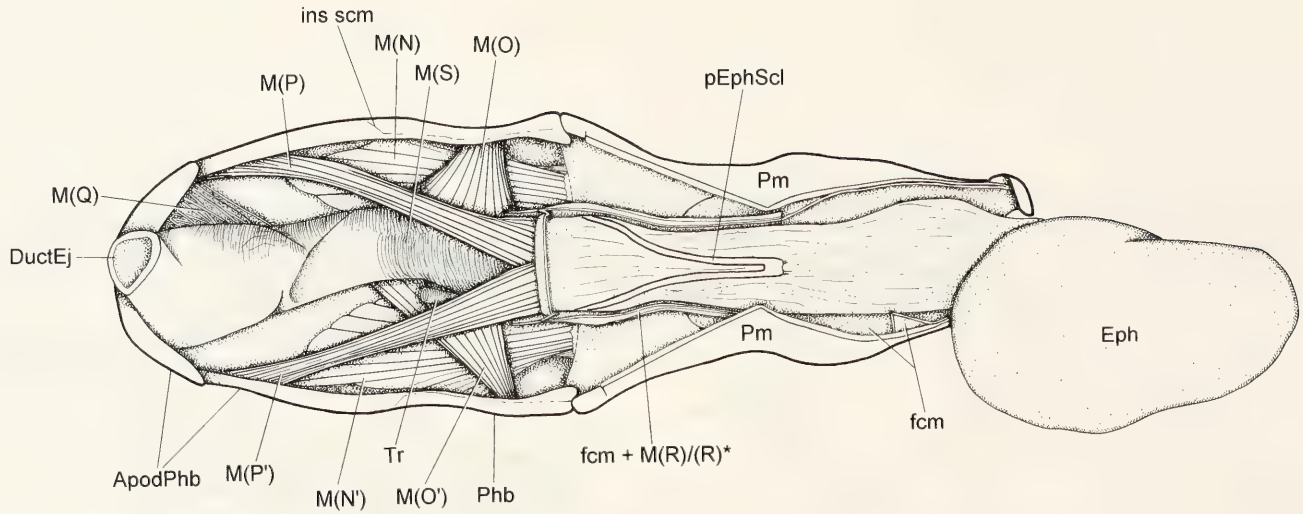


Abb. 33. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Aedoeagus von ventral. M(A), M(A'), M(M), M(M'), Reste der „second connecting membrane", und der apikale Teil von M(R)/(R)* wurden entfernt. Anliegend an den Endophallus finden wir beiderseits einen Sekretklumpen (in der Zeichnung weiß, ohne Signatur). – Copulation phase 4, aedeagus in ventral view. M(A), M(A'), M(M), M(M'), remainders of second connecting membrane, and apical part of M(R)/(R)* removed. Adjacent to endophallus there may be some deposits of secretion on both sides.

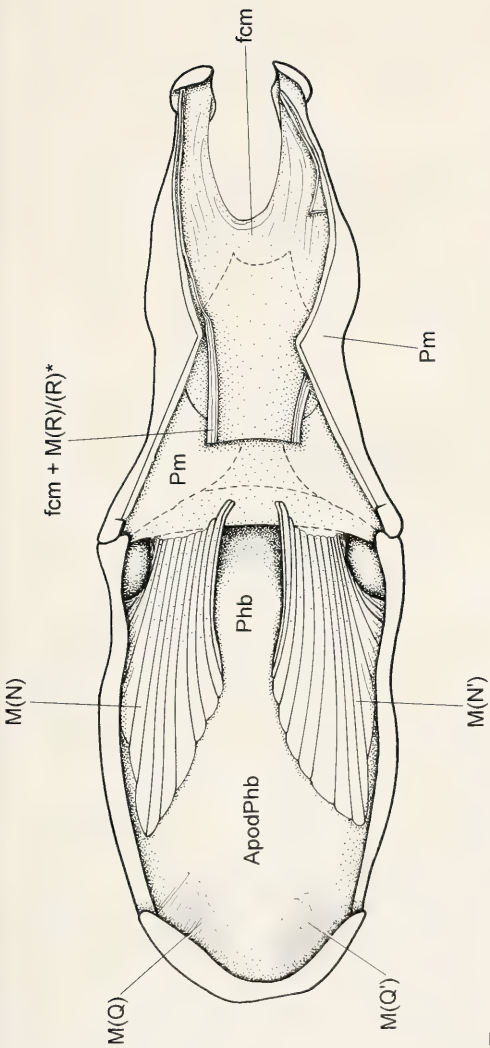


34

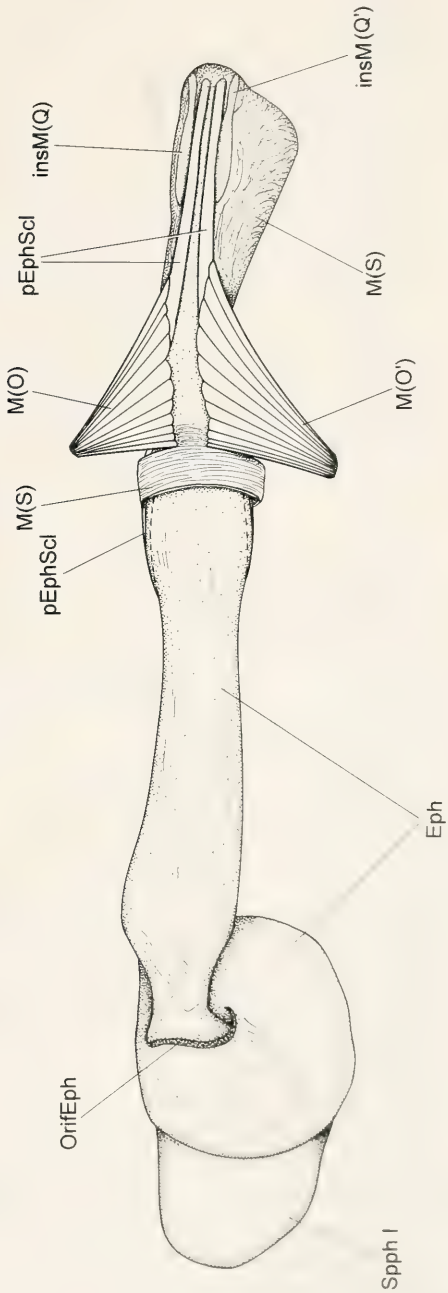
Abb. 34. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Aedoeagus von ventral. Ventraler Bereich der Parameren, Sekretklumpen und ventraler und apikaler Bereich von M(R)/(R)* wurden entfernt, der Endophallus somit freigelegt. – Copulation phase 4, aedeagus in lateral view. Ventral part of the parameres, the secretory deposits, and the ventral and apical parts of M(R)/(R)* removed, hence endophallus is visible.

Abb. 35. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Aedoeagus von ventral. Ductus ejaculatorius und Endophallus samt Muskulatur sowie der größte Teil von fcm + M(R)/(R)* wurden entfernt. – Copulation phase 4, aedeagus in ventral view. Ductus ejaculatorius, endophallus, and most of fcm + M(R)/(R)* removed.

Abb. 36. *Melolontha melolontha*, ♂; Kopulationsphase 4, separierter Endophallus von dorsal. Der paarige apikale Endophallus-Sklerit ist verdeckt. – Copulation phase 4, Endophallus separated, in dorsal view. The paired apical endophallic sclerite is covered.


fcm
fcm + M(R)/(R)*
Pm
Pm
Phb
M(N)
M(N')
ApodPhb
M(Q)
M(Q')

35


insM(Q')
insM(Q)
pEphScl
M(S)
M(O)
M(O')
M(S)
pEphScl
Eph
OrifEph
Spph I

36

which a spermatophore was transferred from the mouth of the spermathecal duct to the spermatophore sac was unclear." (EBERHARD 1993b: 58). Die Übertragungsweise bei *Costelytra zealandica* gleicht hingegen derjenigen bei *Melolontha* (STRINGER 1990: 335): Nach Einstülpung des Endophallus in die Bursa copulatrix wird dort die Spermatophore gebildet. Danach wird der Endophallus wieder eingezogen und hinterläßt die Spermatophore in der Bursa. Diesen Bildungsmodus zeigt auch *Heteronychus arator*. Die Penetration dauert bei dieser Species noch länger als bei *Melolontha*: Unter Laborbedingungen wurden 12 – 26 h festgestellt. 30' nach Beginn der Penetration wird der Endophallus in die Bursa copulatrix gestülpt und die Spermatophore in gleicher Weise wie bei *M. melolontha* übertragen (JOHANNESSON 1975: 17–20). Sie wird in allen besprochenen Fällen, wie bei *M. melolontha*, nach der Befruchtung nicht aktiv ausgestoßen, sondern über lange Zeit hin resorbiert.

Da sich die Übertragungsmodi der Spermatophore bei *Melolontha* (Melolonthinae) und *Heteronychus* (Dynastinae) gleichen, innerhalb der Melolonthinae jedoch verschieden sind, liegt die Vermutung nahe, daß der erstgenannte Modus ursprünglich ist, wohingegen die Modi bei *Macrodactylus* und *Phyllophaga* davon abgeleitet sind.

9.2. Oviposition

Das folgende Szenario gründet sich auf die Hypothese, daß zur Oviposition Kloake und Vulva ganz oder teilweise aus der Kloakenkammer herausgestülpt werden (Abb. 38–39) und bleibt daher solange spekulativ, bis Beobachtungen der Oviposition vorliegen.

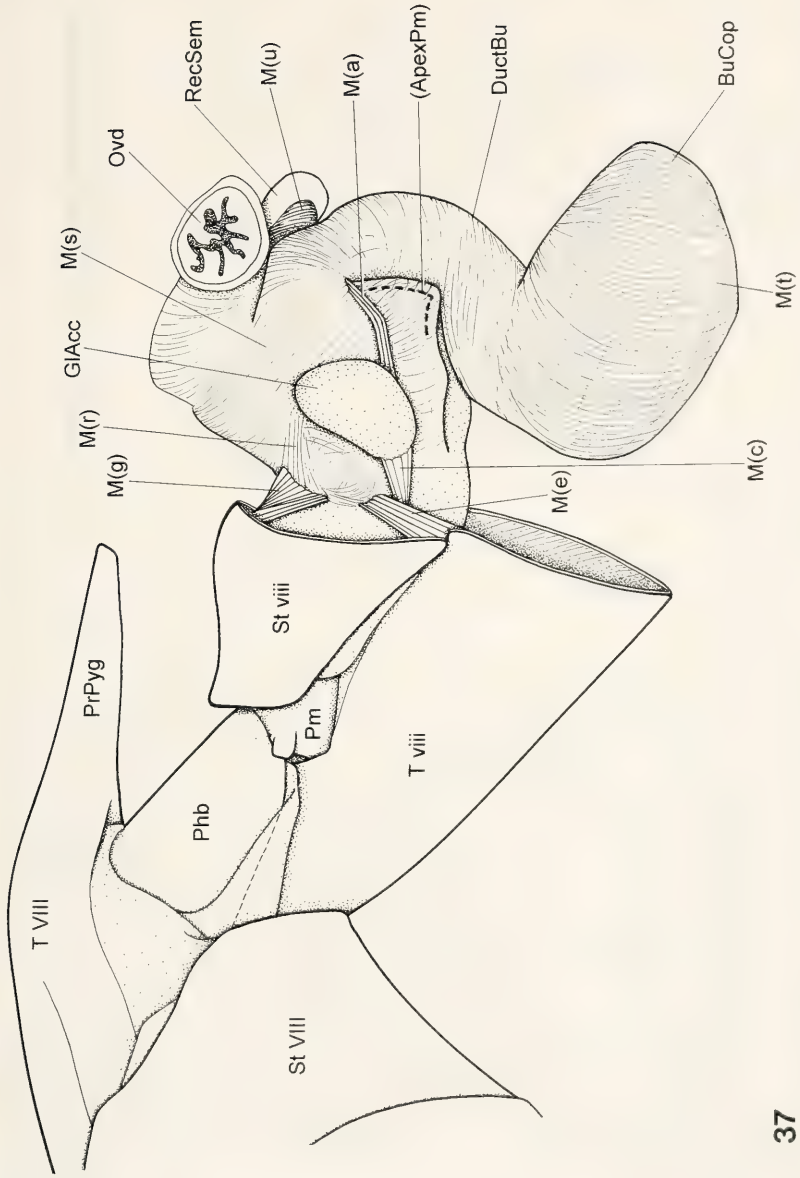
Es existieren keine Kloaken-Extraktoren. Die Ausstülpung kann nur durch hydraulische Kräfte erfolgen: Erhöhter Hämolymph-Innendruck vermag die Kloake samt Vulva und Rectum auszustülpen, was sich artifiziell durch Zusammendrücken des Abdomen erreichen läßt (Abb. 38–39). Im Versuch wurde die Kloake soweit wie möglich aus der Kloakenkammer hydraulisch herausgedrückt. Da dazu ein starker Druck auf das Abdomen notwendig war, ist anzunehmen, daß das Ausmaß der Ausstülpung bei der Oviposition geringer ist. Die funktionsmorphologische Interpretation bleibt durch diesen Unterschied unberührt.

Die artifizielle Ausstülpung gelingt nur, wenn das Weibchen zur Oviposition bereit ist. Die Kloakenkammer muß leicht geöffnet sein, die internen Voraussetzungen (Kontraktionsmuster der Muskulatur) ließen sich nicht feststellen.

Bei ausgestülptem Ovipositor bewirkt die Kontraktion des M. cloaca-palpalisvaginalis (a/a'), daß der borstentragenden Teil der Vaginalpalpen vom Ovipositor weg auf das Substrat zuschwenkt, so daß ein Abtasten des Substrates erleichtert wird.

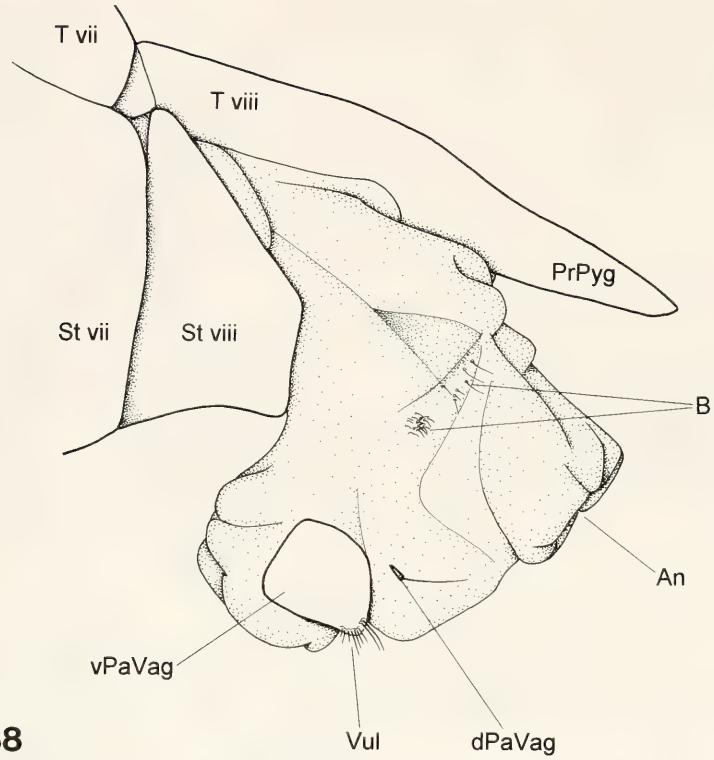
Der Transport der Eier vom Oviductus communis über die Vagina zur Vulva erfolgt mutmaßlich durch wellenförmige Kontraktionen des M. vaginalis (s), der sich bis zum Mündungsbereich des Oviductus communis erstreckt. Hilfreich sind hierbei die von LANDA (1960a: 300) festgestellten vaginalen „spines and carinae", die das Zurückrutschen der Eier verhindern.

Durch Kontraktion von M. urotergo-cloacalis distalis (d/d'), M. urotergoantecosta-cloacalis distalis (e/e'), M. urosternoantecosta-cloacalis (g/g') und M. urotergoantecosta-cloacalis proximalis (i/i') wird der Ovipositor wieder eingezogen, eventuell unter Beteiligung des M. cloaca-bursalis (b/b'). Das Erreichen der Ruhe-Verspannung des Genitoanalkomplexes, an der mutmaßlich die gesamte Genitoanal-

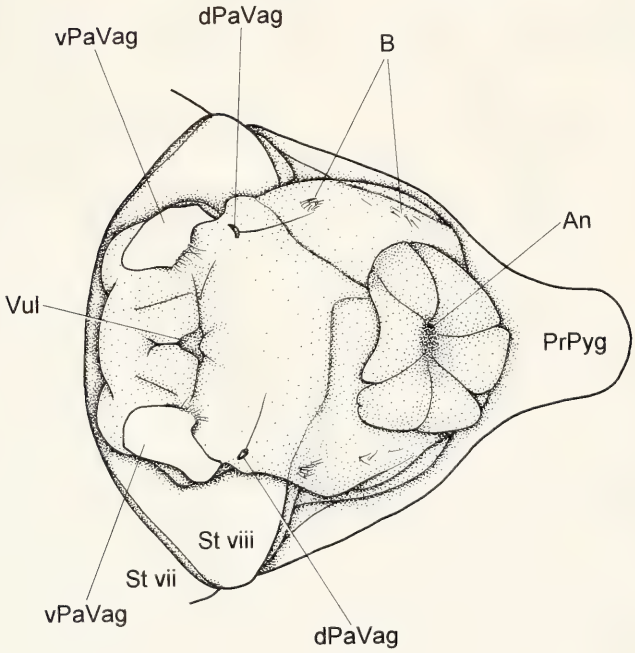


37

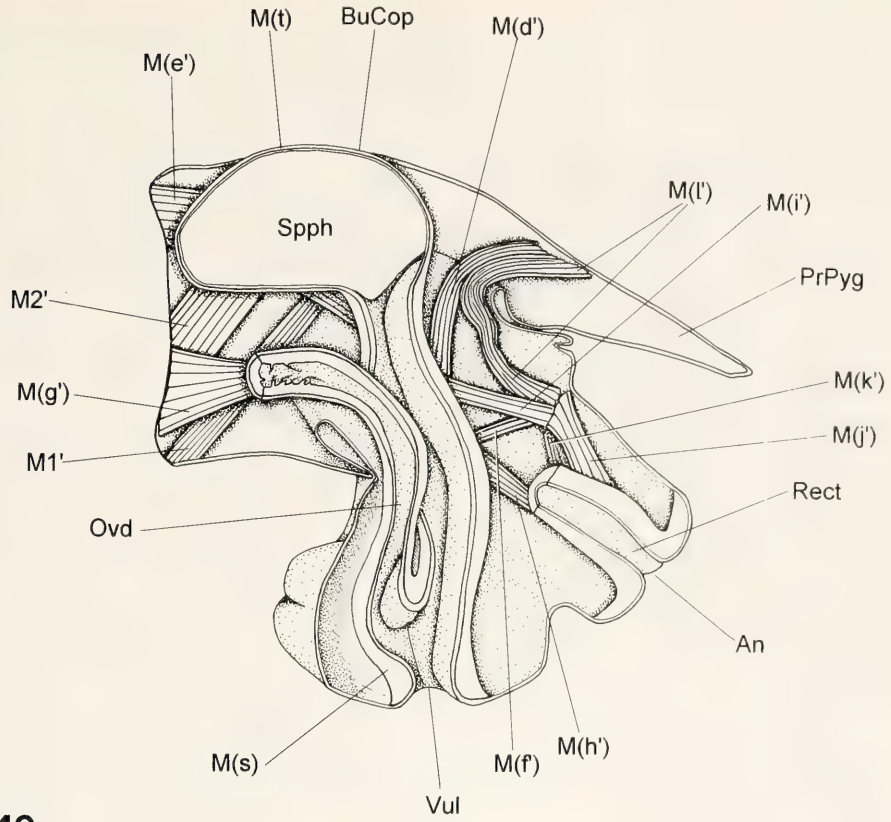
Abb. 37. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Sasbach; Kopulationsphase 4, von lateral. Die Übertragung der Spermatophore wird vom Weibchen (rechts) verhindert („cryptic female choice"). Die Lage der Paramerenspitzen ist gestrichelt eingezeichnet. Wurde 10 min nach dem Umklappen fixiert, M(a') wird von der Glandula accessoria und von M(c') verdeckt. – Copulation phase 4, in lateral view. Transmission of spermatophore is obviated by the female (left) (cryptic female choice). Position of the apex of the parameres is marked by dotted line. Fixation 10 min after turning around. M(a') is covered by the accessory gland and M(c').


T vii
T viii
PrPyg
St vii
St viii
B
An
vPaVag
Vul
dPaVag

38


dPaVag
vPaVag
B
An
Vul
PrPyg
St viii
St vii
vPaVag
dPaVag

39



40

Abb. 40. *Melolontha melolontha* ♀, Sasbach; simulierte Oviposition: ausgestülpte Kloake, von lateral. Sagittaler Anschnitt. Rectum und Oviductus präapikal abgeschnitten. – Simulated oviposition: extruded cloaca, in lateral view. Sagittal section. Rectum and oviduct preapically cut off.

muskulatur beteiligt ist, ist ein hochkomplexer Vorgang, der nicht aufgedeckt werden konnte.

10. Wie verhindert das Weibchen die Insemination? Ein Beitrag zur „Female-choice-Hypothese"

Nach dem Paarungsflug sind die Männchen der Melolonthinae sexuell überaus aktiv und wenig selektiv bei der Wahl des Kopulationspartners. Vielfach wurden bei *Melolontha melolontha* Kopulationsversuche von ♂♂ bei bereits kopulierenden Weibchen oder gar bei gleichgeschlechtlichen Individuen beobachtet (cf. Mayr 1884, Noel 1895, Féré 1898, Pic 1907, Weber 1915, Gauss 1966: 293f). Laboulbène (1859)

Abb. 38. *Melolontha melolontha* ♀, Sasbach; simulierte Oviposition: ausgestülpte Kloake, von lateral. – Simulated oviposition: extruded cloaca, in lateral view.

Abb. 39. *Melolontha melolontha* ♀, Sasbach; simulierte Oviposition: ausgestülpte Kloake, von ventral. – Simulated oviposition: extruded cloaca, in ventral view.

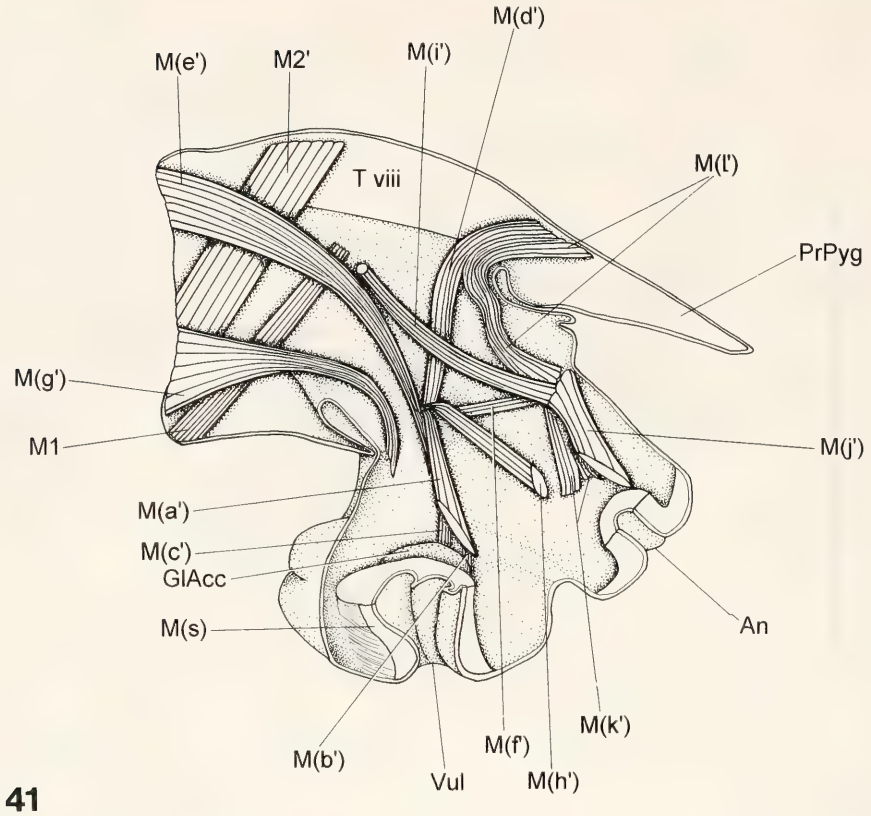


Abb. 41. *Melolontha melolontha* ♀, Sasbach; simulierte Oviposition: ausgestülpte Kloake, von lateral. Sagittaler Anschnitt. Vagina, Bursa copulatrix, Oviductus und Rectum entfernt. – Simulated oviposition: extruded cloaca, in lateral view. Sagittal section. Vagina, bursa copulatrix, and rectum removed.

und Gadeau de Kerville (1896) berichten gar von einer Copula Phase 4 zwischen zwei Männchen, wobei der erstgenannte Autor bei einer Sektion feststellte, daß der Endophallus des penetrierenden Aedoeagus bereits ausgestülpt war. Sollte eine Auswahl des Geschlechtspartners bei *Melolontha* stattfinden, so muß diese vom Weibchen ausgehen.

Die Weibchen besitzen einen Mechanismus, die Kopulation mit unerwünschten Männchen vor der Insemination zu beenden, wie ich es bei *M. melolontha* beobachten konnte. Schon Raspail (1896: 338, 340f) stellt fest, daß die Kopulation bei bereits halb oder vollständig eingeführtem Aedoeagus, ja sogar nach erfolgtem Umklappen abgebrochen werden kann, auch unter heftiger Gegenwehr des Männchens. In einem Falle wurde gar Spermamasse aktiv ausgestoßen [„Après l'expulsion du pénis, une masse ronde d'apparence gélatineuse apparaît à l'orifice anal de la femelle et disparaît comme mue par un mouvement respiratoire." (l.c., p. 341)].

Diese Befunde belegen die Effizienz, mit der das Weibchen die Insemination zu unterdrücken vermag. Aus der Darstellung der anatomischen Verhältnisse in Kapitel 7. ist ersichtlich, daß es sich nicht um einen Mechanismus nach dem mechani-

schen Schlüssel-Schloß-Prinzip handeln kann. Aus den Beobachtungen läßt sich schließen, daß vielmehr eine vom Weibchen aktiv gesteuerte Abwehrhandlung vorliegt und daß damit das Weibchen wählen kann, ob es die Insemination durch ein bestimmtes Männchen zuläßt oder nicht („female choice"). Da der dieser Wahl zugrunde liegende Mechanismus versteckt, das heißt im Genitaltrakt des Weibchens angewandt wird, sprechen wir hier vom „cryptic female choice" (Thornhill 1983, Eberhard 1991). Im folgenden diskutiere ich eine Hypothese, wie dieser versteckte Mechanismus bei *Melolontha* funktionieren könnte.

Abb. 37 zeigt eine Copula Phase 4, die 10' nach dem Hintumklappen des Männchens fixiert wurde. Der Apex der Parameren (gestrichelte Linie) befindet sich hier in einer dorsocranialen Tasche der Vagina. Die Öffnung des Ductus bursae liegt ventrocraniad dieser Tasche, so daß keine Möglichkeit zur Ausstülpung des Endophallus und zur Verbringung der Spermatophorenmasse in die Bursa copulatrix besteht. Möglicherweise kann diese Konstellation vom Weibchen aktiv herbeigeführt werden, in dem der M. cloacalis longitudinalis (r) und die ventralen Bereiche des M. vaginalis (s) sich kontrahieren, wodurch das Cloaca-Vagina-Rohr ventrocraniad gekrümmt und damit die Bursa nach ventral gezogen wird. Die dorsalen Bereiche des M. vaginalis hingegen erschlaffen, um eine Tasche zu bilden, in der sich die Parameren verfangen. Da die Ausstülpung des Endophallus nicht erfolgen kann, bricht das Männchen die Kopulation ab, oder das Weibchen drückt durch sukzessive Kontraktion des mächtigen M. vaginalis von cranial nach caudal die Parameren aus der Vagina heraus. Bei der von Raspail (l.c.) beobachteten Spermamasse handelt es sich sicherlich um vorzeitig ausgetretene Substanz und nicht um die ausgeformte Spermatophore.

Wenn sich die Parameren am cranialen Ende der Vagina unter der Öffnung des Ductus bursae befinden und sich der Endophallus in die Bursa hineingestülpt hat, ist ein aktives Herausdrücken der Parameren durch das Weibchen nicht mehr vorstellbar, da

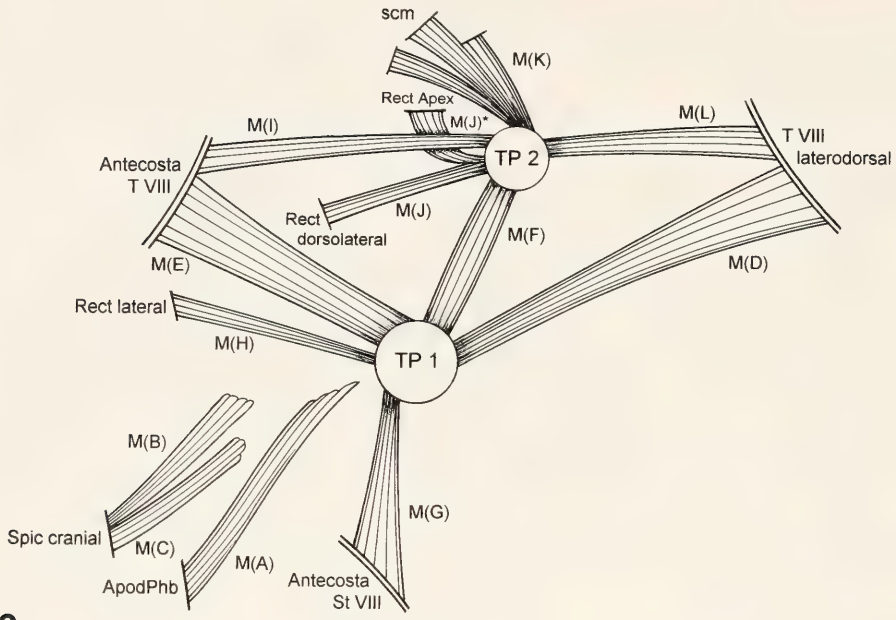
– a) der Endophallus eine Verankerung im weiblichen Genitaltrakt bildet und

– b) sich der Parameren-Apex zu weit cranial befindet, als daß die oben postulierte sukzessive Kontraktion des M. vaginalis noch von cranial her angreifen könnte.

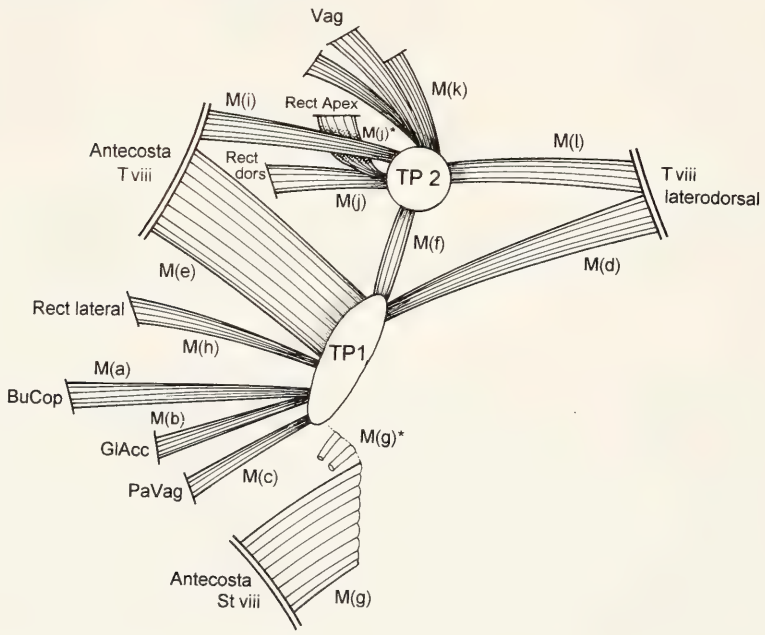
Eberhard (1992: 1775, 1778) berichtet von einem bereits vor der vollständigen Penetration einsetzenden Abwehrverhalten des Weibchens bei der neotropischen Gattung *Macrodactylus*: „the vulva was closed and the vagina walls squeezed together, probably making intromission through the vulva into the vagina difficult or impossible for the male." Die Penetration endet in der Kloake. Diese Strategie ist bei den kurzen, gedrungenen Parameren von *Macrodactylus* wirksam. Die langen, schmalen, apikalwärts konvergierenden Parameren von *Melolontha* können auf Grund ihres längeren Hebelarmes eine größere Penetrationskraft auf die Vulva ausüben und daher leichter eindringen. Dies mag der Grund dafür sein, daß bei *Melolontha* der Verhinderungsmechanismus der Insemination erst nach erfolgter Penetration wirksam wird.

11. Entsprechungen im männlichen und weiblichen Kopulationsapparat und deren phylogenetische Interpretation

Wie die in den Kapiteln 6. und 7. dargelegten Befunde zeigen, weisen die Sklerite der ektodermalen Genitalien bei den beiden Geschlechtern keine Übereinstimmungen in Zahl und Lagebeziehung auf. Betrachten wir nur die Sklerite, können wir



42



43

Abb. 42. Schema der Lagebeziehungen der extrinsischen Muskulatur des männlichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha*. – Arrangement of the extrinsic muscles of the male copulatory apparatus of *Melolontha melolontha*.

Abb. 43. Schema der Lagebeziehungen der Muskulatur des weiblichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha*. – Arrangement of the muscles of the female copulatory apparatus of *Melolontha melolontha*.

keine Entsprechungen in den beiden Organsystemen erkennen. Hingegen zeigen die Genitalmuskeln der beiden Geschlechter erstaunliche Übereinstimmungen sowohl in Zahl als auch in den Lagebeziehungen zueinander. In Abb. 42 und 43 werden die extrinsische Muskulatur des männlichen Genitoanalkomplexes und die weibliche Genitoanalmuskulatur schematisch gegenübergestellt.

In beiden Geschlechtern liegen 13 Muskeln vor, die über zwei Muskel-Treffpunkte miteinander in Verbindung stehen. Die Treffpunkte sind durch einen Muskel verbunden (F/f). Von beiden Treffpunkten führt jeweils ein Muskel (D/d, L/l) zum Lateralbereich des Tergits VIII, ein Muskel zur Antecosta des Tergits VIII (E/e, I/i) und ein weiterer Muskel zum Lateralbereich des Rectum (H/h, J/j). Vom Treffpunkt 2 führt jeweils ein sich auffächernder Muskel zu membranösen Bereichen der Genitaltasche (K) oder der Vagina (k). Vom Treffpunkt 1 zieht ein kräftiger Muskel zur Antecosta des Sternits VIII (G/g), der beim Weibchen nach ventral vom Treffpunkt 1 abgerückt, aber durch einige Fasern (g*) mit diesem noch assoziiert ist. Die Muskeln a, b und c treffen sich beim Weibchen am Treffpunkt 1, wohingegen sie beim Männchen cranialwärts verlagert sind.

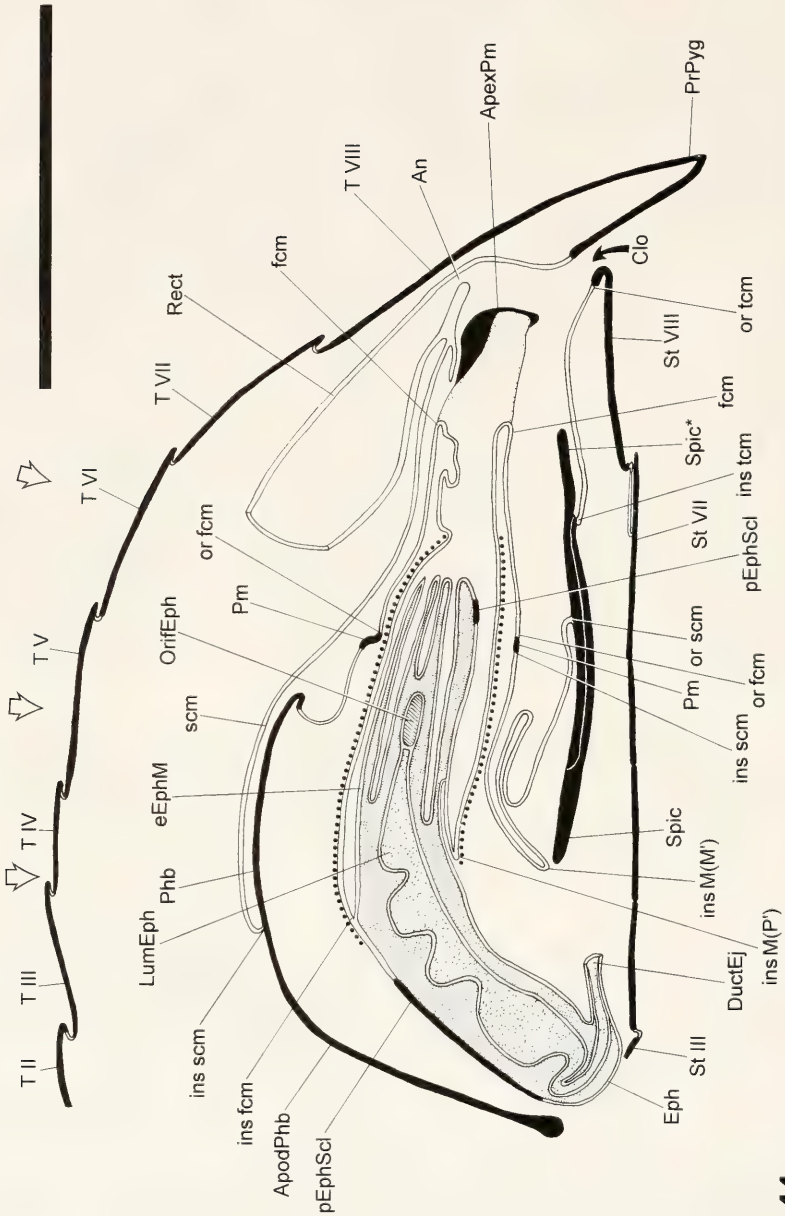
Es finden sich beim Weibchen keine Entsprechungen der intrinsischen Muskulatur des Aedoeagus.

Aus der beschriebenen, nahezu vollständigen Entsprechung zwischen weiblicher und extrinsischer männlicher Genitalmuskulatur läßt sich nach dem Sparsamkeitsprinzip die Hypothese aufstellen, daß sich auch die Ursprungs- und Ansatzbereiche der entsprechenden Muskeln entsprechen, wie es die folgende Zusammenstellung (Tabelle 1) zeigt. Tergite und Sternite sowie das Rectum werden wegen ihrer eindeutigen Entsprechungen nicht aufgeführt.

Tabelle 1. Entsprechungen der Bereiche von Muskel-Insertionen und -Origines im weiblichen und männlichen Geschlecht. Bei or.M(B) und ins.M(b) sowie or.M(C) und ins.M(c) handelt es sich um entsprechende Bereiche, da Origo und Insertio nicht phylogenetisch, sondern funktionell definiert werden. – Corresponding areas of muscle insertions and origins in male and female.

Bereich	♂	♀
Treffpunkt 1	caudaler, lateraler Apex des Spiculum gastrale	Kloaken-Membran, lateral
Treffpunkt 2	scm, dorsal	Kloaken-Membran, dorsolateral
ins.M(A/a)	Phallobasalapodem, cranial	Basis der Bursa copulatrix, lateral
or.M(B)/ins.M(b)	Spiculum gastrale, cranial, distal	Glandula accessoria
or.M(C)/ins.M(c)	Spiculum gastrale, cranial, proximal	Palpus vaginalis
ins.M(K/k)	scm dorsal	Vagina dorsolateral bis lateral

Die Entsprechungen der Muskeln A, B und C mit den Muskeln a, b und c sind nicht eindeutig, weil A, B und C vom Treffpunkt 1 abgerückt sind. Da sich sowohl M(A) als auch M(a) am weitesten craniad in den eingestülpten Genitaltrakt hinein erstrecken, betrachte ich sie als entsprechende Muskeln. Es ist nach topographischen Gesichtspunkten nicht zu entscheiden, ob die Ursprünge oder die Ansätze von M(B) und M(C) vom Treffpunkt 1 abgerückt sind. Im letzteren Falle könnte der craniale Apex des Spiculum gastrale noch als Teil des Treffpunktes 1 betrachtet werden, und der dorsal davon liegende Bereich der scm entspräche Palpus vaginalis und Glandula accessoria. Die Befunde Deuvis (1992) sprechen jedoch eher für die in der


T II
T III
T IV
T V
T VI
T VII
Rect
fcm
T VIII
An
ApexPm
PrPyg
Clo
or tcm
St VIII
fcm
Spic*
ins tcm
St VII
pEphScl
Pm / or scm
or fcm
ins scm
Spic
ins M(M')
DuctEj
ins M(P')
St III
Eph
or fcm
Pm
OrifEph
scm
eEphM
Phb
LumEph
ins scm
ins fcm
ApodPhb
pEphScl

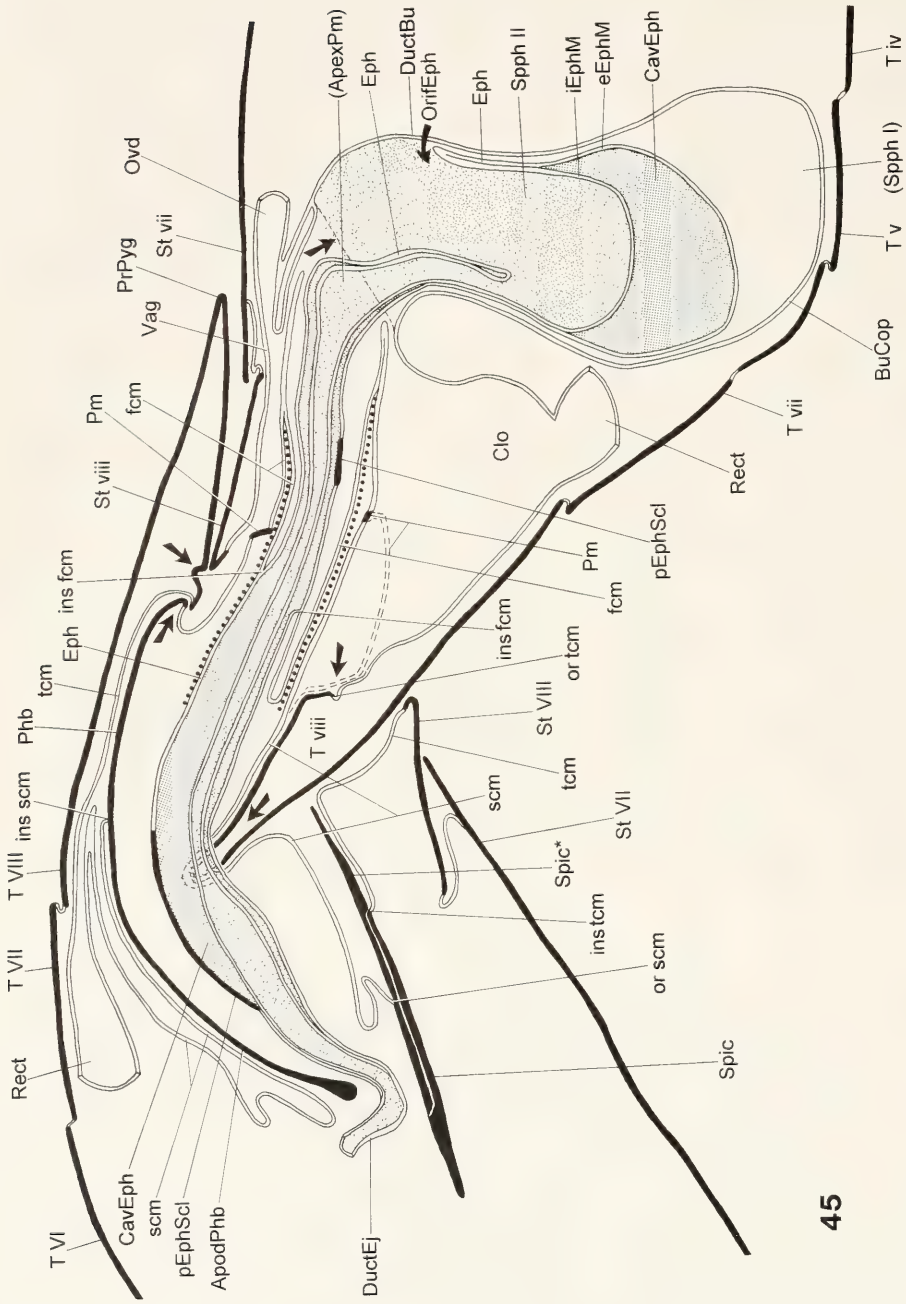
44

vorstehenden Tabelle genannte Hypothese: Bei einem Gynander des Rosenkäfers *Cotinis mutabilis* Gory et Perch. (Cetoniinae) findet er beborstete Sklerite im caudalen Teil des Spiculum gastrale, die den weiblichen ventralen apikalen Vaginalpalpen ähneln (l.c., Abb. 5). Daraus folgert er, daß es sich bei den ventralen apikalen Vaginalpalpen und dem caudalen Teil („synsclérit ventral") des Spiculum um entsprechende Strukturen handelt. Dies korreliert mit meiner Annahme, daß es sich bei ins.M(b) und or.M(B) um entsprechende Bereiche handelt, denn or.M(B) liegt an der Proximalseite der lateralen Äste des cranialen Teiles des Spiculum und damit dem caudalen Teil des Spiculum zugekehrt, der sich bei den Cetoniinae zwischen den lateralen Ästen cranialwärts bis in die ausgezogene Spitze erstreckt (Abb. 6 in Deuve 1992: 306; cf. D'Hotman & Scholtz 1990b: 32–34). Or.M(B) liegt also in dem Bereich, in dem sich bei *Melolontha* der craniale Ausläufer des caudalen Teils befinden würde, wäre das Spiculum breiter gebaut.

Das Spiculum gastrale schließt, vermittelt über die „third connecting membrane", direkt caudal an den Urit VIII an. Die Vermutung, es handle sich um ein Derivat des Urits IX, wird gestützt durch die Tatsache, daß die Genitaltasche in für die Lamellicornia plesiomorpher Ausprägung ein ventrales, ein dorsales und zwei laterale Sklerite besitzt (Scholtz 1990: 1038f; siehe auch Hieke 1971). Sie ähnelt damit einem prägenitalen Urit mit Sternit, Tergit und pleuralen Bereichen und wird als Genitalkapsel bezeichnet (Geotrupidae: Hieke 1966: 56, Abb. 44; Lucanidae: D'Hotman & Scholtz 1990a: 10ff; Pleocomidae: id.: 22f; Ochodaeidae: id.: 29f). Nach vergleichenden Untersuchungen der Urite IX und X bei „über 50 Arten fast aller Familien und Unterfamilien der Lamellicornia" hält Hieke (1971) das Spiculum für ein Derivat der Apodeme des Tergits IX. Ich vermute, daß dies nur auf den bei *Melolontha* Y-förmigen, cranialen Teil des Spiculum zutrifft, wohingegen der V-förmige caudale Teil vom Sternum IX oder pleuralen Bereichen des Urits IX abgeleitet sein könnte. Für diese Hypothese, die einer vergleichend-morphologischen Absicherung bedarf, spricht Deuves oben genannter Befund der Entsprechung von Vaginalpalpen (Urit IX) und caudalem Bereich des Spiculum unter der Voraussetzung, daß Mickoleits (1973) Annahme zutrifft, die ventralen (apikalen) Vaginalpalpen der Coleoptera seien Derivate der Gonocoxite und Gonostyli des Urits IX. Dann nämlich kann der

---

Abb. 44. Schematisierter Sagittalschnitt des männlichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* in Ruhe. Um Vergleichbarkeit zu gewährleisten, wurde der Aedoeagus in aufrechter Position dargestellt (Spiculum bleibt jedoch in natürlicher Lage). Schwarz: Sklerite. Unausgefüllte Doppellinien: Membranen. Reguläre Rasterung: Cavum endophalli. Irreguläre Rasterung: Lumen endophalli. Punktreihen: Muskelschlauch M(R)/(R)*. Der Apex der Paramere (ApexPm) ist nicht angeschnitten, sondern in der Aufsicht von proximal dargestellt. Die Pfeile am oberen Bildrand bezeichnen die ungefähren Schnittebenen der Querschnitte auf Abb. 46–48. Da die Schnitte von unterschiedlichen Individuen angefertigt wurden, sind die Abbildungen nicht vollständig kongruent. – Schematic sagittal section of male copulatory apparatus of *Melolontha melolontha*, at rest. To ensure comparability, the aedeagus is drawn in erect standing position (spiculum remains, however, in natural position). Black: sclerites. Double lines: membranes. Regular screen: Cavum endophalli. Irregular screen: Lumen endophalli. Dotted lines: muscular tube M(R)/(R)*. Apex of paramere (ApexPm) is not cut but shown in proximal view. Arrows at upper margin indicate the transverse sections of Abb. 46–48. Since all these figures are drawn from different individuals, they are not completely congruent.


Ovd
PrPyg
St vii
Vag
Pm
fcm
St viii
ins fcm
Eph
tcm
Phb
ins scm
T VIII
T VII
Rect
T VI
CavEph
scm
pEphScl
ApodPhb
DuctEj
(ApexPm)
Eph
DuctBu
OrifEph
Eph
Spph II
iEphM
eEphM
CavEph
T iv
(Spph I)
T v
BuCop
T vii
Rect
Clo
pEphScl
Pm
fcm
ins fcm
or tcm
St VIII
T viii
tcm
scm
St VII
Spic*
ins tcm
or scm
Spic

45

caudale Teil des Spiculum nicht vom Tergit IX abgeleitet sein, da Gonocoxite als Extremitäten-Derivate keinesfalls tergalen Ursprungs sein können. Allenfalls könnten sie sekundär dorsalwärts zum Tergum gewandert sein, wie wir es nach MATSUDA (1976: 77) bei Neuroptera vorfinden.

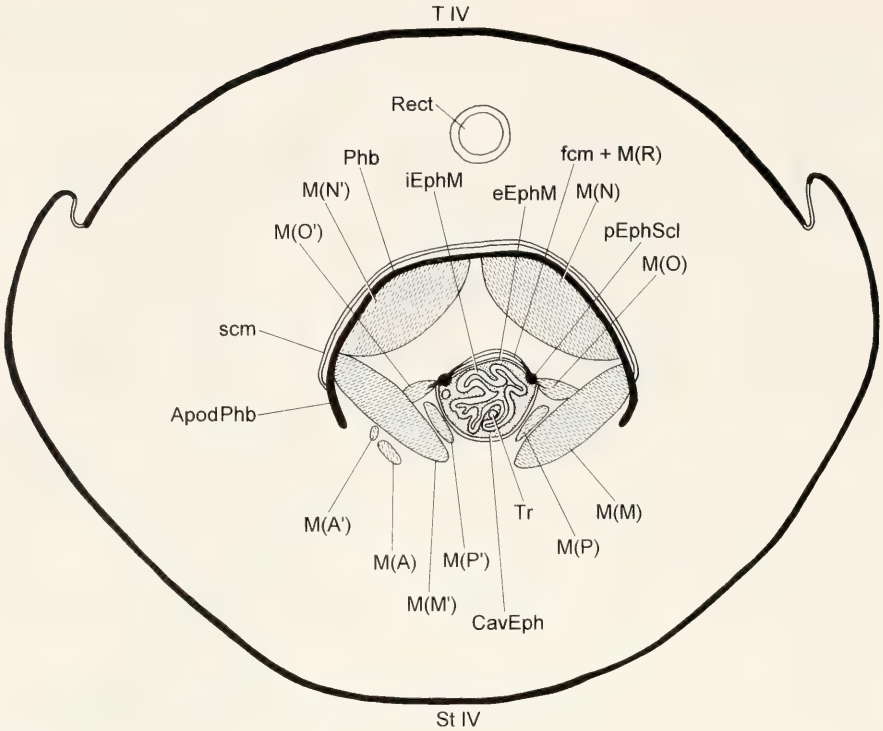
Im weiblichen ektodermalen Genital sind keine Entsprechungen zu den männlichen intrinsischen Genitalmuskeln erkennbar. Betrachten wir die Insertionsbereiche von M(A) und M(a) als entsprechend, so finden wir beim Weibchen anstelle des Tegmen die Bursa copulatrix, das heißt eine dorsale Erweiterung der Vagina ohne sklerotisierte Differenzierungen. Weiterhin entsprächen sich die Sklerite des weiblichen Genitaltraktes und die des Aedoeagus n i c h t : Beim Weibchen existierten keine dem Tegmen oder den Endophallus-Skleriten entsprechenden Sklerite. Da sich der Aedoeagus im ausgefahrenen Zustand caudal an die Genitaltasche (scm + Spiculum gastrale = Urit IX) anschließt, ist anzunehmen, daß es sich um ein Derivat des Urits X (oder des Intersegmentalbereichs IX/X) handelt, wie dies bereits HIEKI (1966: 159) für *Geotrupes* (Lamellicornia: Geotrupidae) in Erwägung zieht. Auch bei den Genitalapparaten anderer Käferfamilien liegt dieser Schluß auf Grund gleichartiger Lageverhältnisse nahe [vergleiche zum Beispiel den Genitalapparat bei den Amphizoidae (EDWARDS 1950: 315), Derodontidae (FRANZ 1958: 181), Tenebrionidae (FIORI 1954: 381) oder den Dermestidae (TANDON 1970: 163)].

Diese Hypothese der unterschiedlichen segmentalen Herkunft der weiblichen Vaginalpalpen (Urit IX) und des männlichen Aedoeagus (Urit X) wird unterstützt durch folgende Befunde:

Bei einem Hermaphroditen von *Tribolium castaneum* (Tenebrionidae) finden DAWSON et alii (1965) einen regulär ausgebildeten Ovipositor sowie den Aedoeagus. AL-SANDOUK (1982) weist bei einem Gynander von *Cicindela caucasica* (Adephaga: Cicindelidae) männliche und weibliche äußere Genitalien nach. Auch bei dem schon erwähnten Gynander von *Cotinis mutabilis* findet DEUVE (1992) neben den im Bereich des Spiculum befindlichen Vaginalpalpen einen regulär ausgeprägten Aedoeagus. Die Strukturausprägung von Aedoeagus und Vaginalpalpen beeinflussen sich also bei Gynandern nicht wesentlich, wie dies anzunehmen wäre, wenn beide Organe gleichen (phylogenetischen wie morphogenetischen) Ursprungs wären.

Ergebnisse ontogenetischer und entwicklungsgenetischer Untersuchungen an *Aedes, Calliphora*, *Musca*, *Drosophila* (Diptera) und *Vespa* (Hymenoptera) (cf. ZANDER 1900: 485ff; HORSFALL & ANDERSON 1963; NÖTHIGER et alii 1977; SCHÜPBACH et alii 1978; LITTLEFIELD & BRYANT 1979: 181; EPPER & NÖTHIGER 1982; EHRENSPERGER 1983; SZABAD & NÖTHIGER 1992) weisen darauf hin, daß die ektodermalen Genitalien beider Geschlechter unterschiedliche Primordien besitzen. Nach EPPER & NÖTHIGER (1982:

Abb. 45. Schematisierter Sagittalschnitt der ektodermalen Genitalien von *Melolontha melolontha* in Copula (Phase 4). Der Apex der Parameren und die Spermatophore I sind nicht eingezeichnet, deren Lage jedoch gekennzeichnet. Der ApexPm schiebt sich unter eine Falte an der Basis des Ductus bursae (gestrichelte Linie und Pfeil) und bleibt hier fixiert. Weitere mechanische Gesperre zur Fixierung der Copula sind durch gerade Pfeile markiert. – Schematic sagittal section of ectodermal genitalia of *Melolontha melolontha*, in copula (phase 4). Apex of parameres and spermatophore I are not drawn but their positions are indicated. ApexPm is fixed under a fold at base of ductus bursae (dotted line and arrow). Other mechanic fixations of copula are marked by straight arrows.

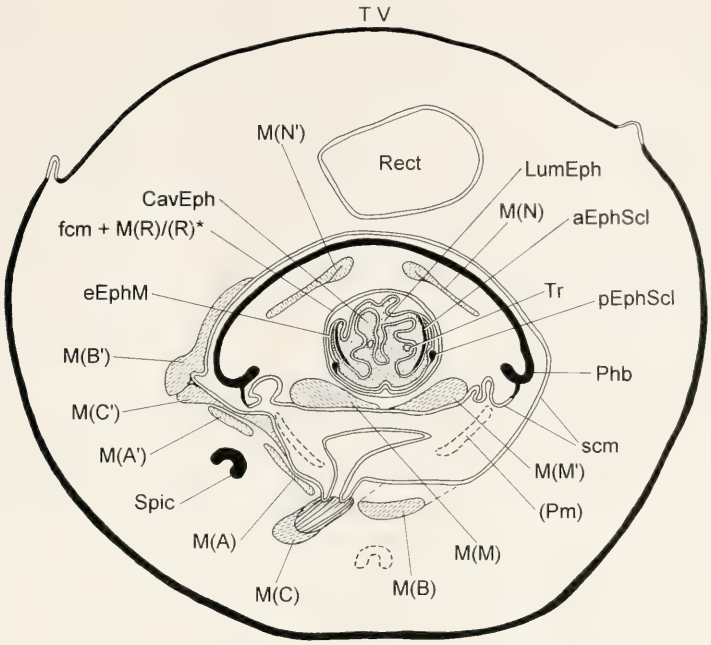


46

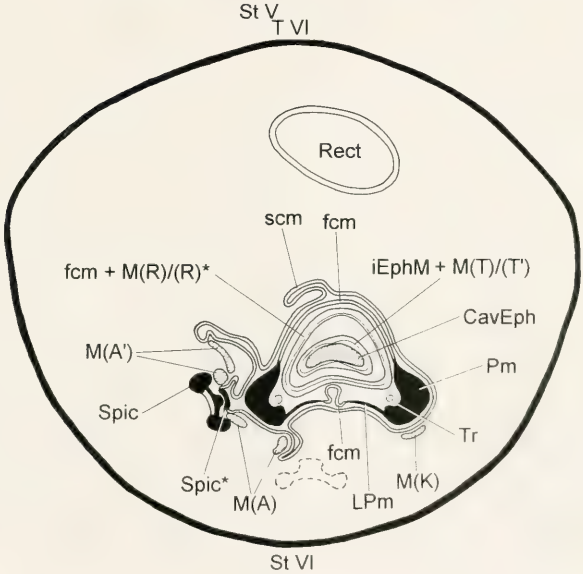
Abb. 46. Schematisierter Querschnitt des männlichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* auf der Höhe des Urits IV. In Angleichung an Abb. 44 wurde bei allen Querschnitten der Aedoeagus samt Spiculum um 45°–90° im Uhrzeigersinn in aufrechte Lage gedreht, um das „déversement" auszugleichen. Die natürliche Lage des Spiculum ist in Abb. 47 und 48 durch den gestrichelten Umriß markiert. – Schematic transverse section of male copulatory apparatus of *Melolontha melolontha* at urite IV. For congruence with fig. 44, in all transverse sections aedeagus including spiculum are rotated 45°–90° in clockwise direction to an erect position to compensate „déversement". In figs. 47 and 48, the natural positon of spiculum is indicated by its dotted outline.

174) und Szabad & Nöthiger (1992: 529) findet sich das weibliche im Urit viii, das männliche vermutlich in Urit IX[11]). Zudem treten bei diesen Diptera und auch bei Lepidoptera ebenfalls Gynander mit oft vollständig oder aber reduziert ausgeprägten männlichen und weiblichen Genitalien auf [Dobržanskij 1930; Kroeger 1959 (Abbildung); Ehrensperger 1983: 161ff (Abbildungen); Szabad & Nöthiger 1992: 529; cf. Horsfall & Anderson 1963, die ein zweites Paar männlicher Genitalanhänge am Urit VIII bei feminisierten Männchen von *Aedes* beobachteten (vergleiche hierzu auch Ehrensperger 1983: 182); Kusnezov 1926: 253]. Die Homologien der ektodermalen Genitalien innerhalb der Holometabola sind zwar nicht hinreichend geklärt, doch

[11]) Die Segmentzählung des Diptera-Abdomen muß durch mögliche Verschmelzungen oder Reduktionen (cf. Emmert 1972: 123ff; Matsuda 1976: 340f) nicht mit der des Käfer-Abdomen innerhalb der Holometabola homolog sein.



47



48

Abb. 47. Schematisierter Querschnitt des männlichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* auf der Höhe des Urits V. – Schematic transverse section of male copulatory apparatus of *Melolontha melolontha* at the level of urite V.

Abb. 48. Schematisierter Querschnitt des männlichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* auf der Höhe des Urits VI kurz hinter dem caudalen Ende des proximalen Endophallus-Sklerites; fcm bei M(R)/(R)* nicht als separate Lage eingezeichnet. – Schematic transverse section of male copulatory apparatus of *Melolontha melolontha* at the level of urite VI, immediately caudal to the caudal end of proximal endophallic sclerite; at muscular tube M(R)/(R)* fcm is not drawn as separate layer.

finden wir bei den Coleoptera kongruente Hinweise, die auf unterschiedliche Primordien von männlichen und weiblichen ektodermalen Genitalien schließen lassen:

Menees (1963) studierte die Morphogenese der männlichen und weiblichen ektodermalen Genitalien beim Junikäfer *Amphimallon majale*. Danach entsteht der Aedoeagus („phallic structures") im Urit IX als „posterior, ectodermal, evaginations of the median primary sternum around the gonopore opening". Das Spiculum gastrale entwickelt sich „from specialized, sclerotin-secreting cells (multicellular matrices) on each dorsolateral side of the invagination genital chamber membrane (9th)." Auch die weiblichen äußeren Genitalien entstehen im Urit IX: „The locus of the genital chamber opening lies exactly on the median axis of the primary sternal field on the 9th segment and [. . .] the external genitalia develop around this opening." Menees' (1963: 24) nachfolgende Interpretation muß jedoch bezweifelt werden: „The external genitalia of the female must be homologous [= entsprechend, Verf.] with the phallic structures of the male, for both are derived from the median primary field of the 9th abdominal sternum." Nach Beschreibung und Abbildungen entsteht der Aedoeagus am oder anschließend an das caudale Ende des Sternits IX, wohingegen die weiblichen äußeren Genitalien diskal am Sternit IX ausgebildet werden. Die Position der Genital-Primordien beider Geschlechter am Sternit IX kann nicht als Argument gegen die Hypothese eines unterschiedlichen segmentalen Ursprungs beider äußerer Genitalien gewertet werden, da gerade bei Holometabola umfangreiche caenogenetische Modifikationen zu erwarten sind. Nur die unterschiedliche Position der Primordien ist hier von Belang. Zudem wurde nachgewiesen, daß sich Medianlobus (bei *Melolontha* reduziert) und Parameren bei Coleoptera verschiedener Familien caudal des Urits IX entwickeln (Muir 1915, 1918; Singh Pruthi 1924; Metcalfe 1933; Zacharuk 1958: 766; cf. Scudder 1971: 387). Daher zieht bereits Snodgrass (1957: 31) in Betracht, daß Medianlobus und Parameren „pertain to the venter of the reduced tenth segment". Auch bei anderen Ordnungen der Pterygota (Caelifera, Dermaptera, Sternorrhynchi, Diptera Nematocera, Hymenoptera, Siphonaptera) entwickeln sich die Genitaltasche bzw. der männliche Kopulationsapparat ontogenetisch caudal des Sternits IX (Dupuis 1950: 25ff; Matsuda 1976: 72; Birket-Smith 1984: 82), was darauf hindeutet, daß bei den Pterygota oder den Neoptera die ektodermalen männlichen Genitalien (zumindest teilweise) vom Urit X gebildet werden (Dupuis 1950: 26f; Deuve 1993: 15). Aus der oben angesprochenen möglichen Entsprechung von Tegmen und Bursa copulatrix kann die Zugehörigkeit von Bursa und vielleicht auch Vagina zum Urit x geschlossen werden, wie dies schon von Iuga & Roşca (1962: 106, 108, 129, 133, 149) angenommen wurde[12]).

Der auch heute noch oft vertretenen Annahme Verhoeffs (1893: 126), die Parameren der Coleoptera seien Homologa der lateralen „Parameren" (Gonapophysen) bei *Machilis* (Archaeognatha), kann nach diesen Befunden widersprochen werden,

---

[12]) Diese behaupten jedoch aus wenig stichhaltigen morphogenetischen Gründen (l.c., p. 108), daß nur der craniale Bereich der Vagina („uterus") vom Urit x gebildet würde, der caudale Bereich der Vagina sowie die Vulva („vagin") hingegen vom Urit xi. Später (1966: 213) revidieren sie diese Ansicht unkommentiert und halten den caudalen Bereich der Vagina („uterus") für ein Derivat des Urits x und den weiter eingestülpten, cranialen Bereich („poche copulatrice") zum Urit xi gehörig, was auf Grund der Lageverhältnisse wahrscheinlicher ist als ihre frühere Hypothese. Indes möchte ich von der Einbeziehung des Urits xi in die Interpretation des weiblichen ektodermalen Genitaltraktes absehen, da ich außer der Lage keine morphologischen Hinweise auf die Existenz dieses Urits finden kann.

da die „Parameren" der Archaeognatha am Urit IX liegen (NIELSEN 1957: 39; DELANY 1959: 515; BIRKET-SMITH 1974: 27). Hingegen scheint auf Grund seiner Lage im Urit X der Aedoeagus der Coleoptera mit dem Phallus (Penis) der Archaeognatha und Zygentoma (NIELSEN 1957: 39; BIRKET-SMITH 1974: 31, 48f) homolog zu sein, wie es auch SNODGRASS (1963: 38; 54) vermutet. Nach BIRKET-SMITH (1974: 49, 64) ist dieser Penis ein Derivat der verschmolzenen Gonapophysen des Urits X. Der Vorschlag NIELSENS (1957: 54), nur Homologa der Gonapophysen des Urits IX der „Thysanura" als Parameren zu bezeichnen, widerspricht der Einführung dieses Terminus durch VERHOEFF (1893: 119) für die paarigen Apikalsklerite des Tegmen der Coleoptera, wenn wir diese als Derivate des Urits X betrachten.

Vorstehend wurden nur einige wenige Befunde aus der umfangreichen Literatur zum Thema angesprochen, die für die Klärung von Entsprechungen zwischen weiblichem und männlichem Genital von Bedeutung waren. Insbesondere wurde das vielfältige und kontroverse, zumeist hochspekulative morphologische Schrifttum (SCUDDER 1971; DEUVE 1993: 83ff) kaum berücksichtigt. Eine ausführliche Diskussion der phylogenetischen Ursprünge der männlichen und weiblichen Genitalsklerite kann erst im Rahmen einer zukünftigen vergleichenden Untersuchung der Kopulationsapparate der Lamellicornia erfolgen.

Als vorläufiges F a z i t des Vergleichs von männlicher und weiblicher Genitalmuskulatur bei *Melolontha* können folgende Hypothesen festgehalten werden:

– Aedoeagus und Vaginalpalpen sind Derivate unterschiedlicher Urite;
– Spiculum gastrale und Vaginalpalpen sind Derivate des Urits IX;
– der caudale Teil des Spiculum gastrale ist sternalen oder pleuralen Ursprungs;
– der Aedoeagus ist ein Derivat des Urits X (oder des Intersegmentalbereichs IX/X);
– die Bursa copulatrix ist ein Derivat des Urits x (oder, analog zum Aedoeagus, des Intersegmentalbereichs ix/x);
– Der weibliche Genitaltrakt besitzt keine dem Aedoeagus entsprechenden Sklerite.

12. Danksagung

Dank gebührt Herrn Dr. G. MICKOLEIT (Zoologische Schausammlung der Universität Tübingen) für den Anstoß zur Beschäftigung mit der Genitalmorphologie sowie für seine wertvollen Ratschläge, die zu wichtigen Verbesserungen der vorliegenden Abhandlung führten. Prof. Dr. W. MAIER (Lehrstuhl für Spezielle Zoologie der Universität Tübingen) stellte einen Arbeitsplatz zur Verfügung und unterstützte meine Arbeiten in jedweder Hinsicht. Diskussionen mit Dr. E. WEBER (Lehrstuhl für Spezielle Zoologie der Universität Tübingen) brachten mich immer wieder zum Nachdenken. Wichtige Hinweise zu Beginn meiner Arbeit erhielt ich von Dipl.-Biol. S. RUHNAU (ehemals Tübingen). Herr A. KAJUDENKO (Moskau) und Frau G. KAJUDENKO (Berlin) übertrugen die russische Literatur ins Deutsche. Für sorgfältiges Korrekturlesen des Manuskriptes danke ich Herrn Dr. G. MICKOLEIT und Herrn PD Dr. C. MEIER-BROOK (Tropenmedizinisches Institut der Universität Tübingen) sowie Herrn Dr. habil. M. SCHMITT (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn). Die vorliegende Arbeit wurde durch ein Promotionsstipendium des Landes Baden-Württemberg gefördert.

13. Literatur

ALLSOPP, P.G. (1993): Evidence for sex attraction in three species of Australian Canegrub Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). – Coleopts Bull., 47: 51–52; Natchez.

Allsopp, P.G. & Morgan, T.A. (1991): Male-male copulation in *Antitrogus consanguineus* (Blackburn) (Coleoptera: Scarabaeidae). – Austr. ent. Mag., **18**: 147–148; Greenwich, N.S.W.

Al-Sandouk, N.M. (1982): Gynandromorphism in *Cicindela caucasica* Adams (Cicindelidae: Coleoptera) from Iraq. – J. biol. Sci., **13**: 65–70; Baghdad.

Altum, [B.] (1891): Die Kiefer und der Maikäfer im Forstmeister-Bezirk Marienwerder-Osche. Denkschrift vom Königlichen Forstmeister Feddersen. – Z. Forst- Jagdwesen, **23**: 227–235; Berlin.

Andersen, K.T. (1931): Der linierte Graurüßler oder Blattrandkäfer *Sitona lineata* L. – Monogr. Pflanzensch., **6**: VII + 88 pp.; Berlin.

Baehr, M. (1976): Das Prothorakalskelett von *Atractocerus* (Lymexylonidae) und seine Bedeutung für die Phylogenie der Coleopteren, besonders der Polyphagen (Insecta: Coleoptera). – Zoomorph., **85**: 39–58; Berlin, etc.

Barton Browne, L. & Gilby, A.R. (1967): Biologically active secretions of insects. – Austr. J. Sci., **30**: 12–14; Sydney.

Berlese, A. (1909): Gli insetti loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll'uomo. 1: Embriologia e morfologia. – XII + 1004 pp.; Milano (Società Editrice Libraria).

Bestmann, H.J. & Vostrowsky, O. (1988): Pheromones of the Coleoptera. – Pp. 95–183. – *In:* E.D. Morgan & N.B. Mandava (eds.): CRC Handbook of Natural Pesticides. **4**: Pheromones; Part A; Boca Raton (CRC Press).

Beutel, R.G. (1993): Phylogenetic analysis of Adephaga (Coleoptera) based on characters of the larval head. – Syst. Ent., **18**: 127–147; Oxford, etc.

Beutel, R.G. & Roughley, R.E. (1988): On the systematic position of the family Gyrinidae (Coleoptera: Adephaga). – Z. zool. Syst. EvolutForsch., **26**: 380–400; Hamburg & Berlin.

Bils, W. (1976): Das Abdomenende weiblicher, terrestrisch lebender Adephaga (Coleoptera) und seine Bedeutung für die Phylogenie. – Zoomorph., **84**: 113–193; Berlin, etc.

Birket-Smith, S.J.R. (1974): On the abdominal morphology of Thysanura (Archaeognatha and Thysanura s. str.). – Entomologica Scand. (Suppl.), **6**: 67 pp.; Copenhagen.

– (1984): Prolegs, legs and wings of insects. – Entomonograph, **5**: 128 pp.; Copenhagen.

Bitsch, J. (1979): Morphologie abdominale des Insectes. – Pp. 291–578. – *In:* P.-P. Grassé (éd.): Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Tome **8**. Insectes. Thorax, Abdomen. Fascicule 2; Paris (Masson).

Boas, J.-E.-V. (1893): Organe copulateur et accouplement du Hanneton. – Overs. Kong. Danske Videnskab. Selsk. Forh., **1892**: 239–261, Taf. 2.; København.

Bock, W.J. (1969): Discussion: The concept of homology. – Ann. N. Y. Acad. Sci., **167**: 71–73; New York.

– (1989): The homology concept: its philosophical foundations and practical methodology. – Zool. Beitr. (N. F.), **32**: 327–353; Berlin.

Bock, W.J. & von Wahlert, G. (1965): Adaption and the form-function complex. – Evolution, **19**: 269–299; Lawrence.

Böck, P. (Hrsg.) (1990): Romeis. Mikroskopische Technik. 17. Aufl. – 697 pp.; München, Wien & Baltimore (Urban und Schwarzenberg).

Bronn, H.G. (1850): Neue Encyklopädie der Wissenschaften und Künste. Für die deutsche Nation. **3** (1a) Allgemeine Zoologie. IV + 512 pp.; Stuttgart (Franckh).

Bürnheim, P.F. (1978): O edeago na sistemática de passalídeos americanos (Coleoptera: Passalidae). – Acta amazon., **8**(1) (Supl. 2): 60 pp.; Manaus.

Burchard, M. (1988): Biologische Beobachtungen anläßlich der Massenvermehrung des Waldmaikäfers (*Melolontha hippocastani* F.) 1987 im Forstbezirk Karlsruhe-Hardt. – Mitt. Forstl. Versuchs- ForschAnst. Bad.-Württ., **132** (Versuch zur Bekämpfung des Waldmaikäfers *Melolontha hippocastani* F. (Coleoptera, Scarabaeidae) im Frühjahr 1987 im Forstbezirk Karlsruhe-Hardt): 33–76; Freiburg i.Br.

Chadima, J. (1872): Ueber die Homologie zwischen den männlichen und weiblichen äusseren Sexualorganen der Orthoptera Saltatoria Latr. – Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark, **1872**: 25–33, 1 Taf.; Graz.

Clair, D.J. & Kramer, V.L. (1989): Japanese Beetle. – Pp. 89–107. – *In:* D.L. Dahlsten, R. Garcia & H. Lorraine (eds.): Eradication of exotic pests; New Haven (Yale University Press).

COATES, M.I. (1993): Ancestors and homology (the origin of the tetrapod limb). – Acta biotheor., **41**: 411–424; Dordrecht.

COUTURIER, A. & ROBERT, P. (1956): Observations sur *Melolontha hippocastani* F. – Annls Épiph., **3**: 431–450; Paris.

– & – (1958): Recherches sur les migrations du Hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.). – Annls Épiph., **9**: 257–328; Paris.

CRAMPTON, G.C. (1942): The external morphology of the Diptera. – Bull., St. geol. nat. Hist. Surv., St. Connecticut, **64**: 10–165; Hartford.

CROWSON, R.A. (1981): The biology of the Coleoptera. – XII + 802 pp.; London (Academic Press).

DAWSON, P.S., SOKOLOFF, A. & RODRIGUEZ, P. (1965): A sexual aberration in the Red Rust Flour Beetle, *Tribolium castaneum* (Coleoptera : Tenebrionidae). – Pan-Pacif. Entomologist, **41**: 13–16; San Francisco.

DELANY, M.J. (1959): The life histories and ecology of two species of *Petrobius* Leach, *P. brevistylis* and *P. maritimus*. – Trans. R. Soc. Edinburgh, **63**: 501–533; Edinburgh.

DE PINNA, M.C.C. (1991): Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. – Cladistics, **7**: 367–394; Westport.

DERMIGNY, [P.] (1877): Observations sur le Hanneton. – Bull. Soc. linn. Nord Fr., **3**: 266–267; Amiens.

DEUVE, T. (1988): Les sternites VIII et IX de l'abdomen sont-ils visibles chez les imagos des Coléoptères et des autres Insectes Holométaboles ? – Nouv. Revue Ent. (N. S.), **5**: 21–34; Paris.

– (1992): Origine segmentaire des genitalia ectodermiques mâles et femelles des Insectes. Données nouvelles apportées par un gynandromorphe de Coléoptère. – C. r. Acad. Sci., (3), **314**: 305–308; Paris.

– (1993): L'abdomen et les genitalia des femelles de Coléoptères Adephaga. – Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris (Zool.), **155**: 184 pp.; Paris.

D'HOTMAN, D. & SCHOLTZ, C.H. (1990a): Phylogenetic significance of the structure of the external male genitalia in the Scarabaeoidea (Coleoptera). – Entomology Mem. Dep. Agric. Dev., Repub. S. Afr., **77**: III + 51 pp.; Pretoria.

– & – (1990b): Comparative morphology of the male genitalia of derived groups of Scarabaeoidea (Coleoptera). – Elytron, **4**: 3–39; Barcelona.

DIMITRIU, F.L. (1935): Contribuţiuni la biologia cetonidului *Epicometis (Tropinota) hirta* Poda. – Anal. Inst. Cerc. agron. Rom., **7**: 209–232; Bucureşti.

DOBRŽANSKIJ, F.G. (1930): Issledovanija nad interseksami i superseksami u *Drosophila melanogaster*. – Izv. Bjuro Genet., **8**: 91–158; Moskva.

DOMEK, J.M. & JOHNSON, D.T. (1987): Evidence of a sex pheromone in the green June beetle, *Cotinis nitida* (Coleoptera: Scarabaeidae). – J. ent. Sci., **22**: 264–267; Savannah.

DUFOUR, L. (1844): Anatomie générale des Diptères. – Annls Sci. nat. (Zool.) (3), **1**: 244–264; Paris.

DUPUIS, C. (1950): Origine et développement des organes génitaux externes des mâles d'insectes. – Année biol., **26**: 21–36; Paris.

– (1993): Permanence et actualité de la systématique – III. Regards épistémologique sur la taxinomie cladiste. Adresse à la XIe Session de la WILLI HENNIG Society (Paris 1992). – Cah. Nat. (N. S.), **48**: 29–53; Paris.

EBERHARD, W.G. (1985): Sexual selection and animal genitalia. – X + 244 pp.; Cambridge & London (Harvard University Press).

– (1991): Copulatory courtship and cryptic female choice in insects. – Biol. Rev. Cambr. philos. Soc., **66**: 1–31; Cambridge.

– (1992): Species isolation, genital mechanics, and the evolution of species-specific genitalia in three species of *Macrodactylus* beetles (Coleoptera, Scarabeidae [sic!], Melolonthinae). – Evolution, **46**: 1774–1783; Lawrence.

– (1993a): Copulatory courtship and morphology of genitalic coupling in seven *Phyllophaga* species (Coleoptera: Melolonthidae). – J. nat. Hist., **27**: 683–717; London.

– (1993b): Copulatory courtship and genital mechanics of three species of *Macrodactylus* (Coleoptera Scarabaeidae Melolonthinae). – Ethol., Ecol. & Evol., **5**: 19–63; Firenze.

EDMONDS, W.D. (1974): Internal anatomy of *Coprophanaeus lancifer* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). – Int. J. Insect Morph. Embryol., **3**: 257–272; New York.

EDWARDS, J.G. (1950): Amphizoidae (Coleoptera) of the World. – Wasmann J. Biol., **8**: 303–332; San Francisco.

EHRENSPERGER, P.C. (1983): Die Entwicklung der bisexuellen Anlage der Genitalien und Analien, untersucht an verschiedenen Geschlechtsmutanten der Taufliege *Drosophila melanogaster*. – Mitt. Aarg. naturf. Ges., **30**: 144–237; Aarau.

ELDER, H.Y. (1975): Muscle Structure. – Pp. 1–74. – *In:* P.N.R. USHERWOOD (ed.): Insect Muscle; London etc. (Academic Press).

EMMERT, W. (1972): Entwicklungsleistungen abdominaler Imaginalscheiben von *Calliphora erythrocephala* (Insecta, Diptera). Experimentelle Untersuchungen zur Morphologie des Abdomens. – Wilhelm Roux' Arch. EntwMech. Org., **169**: 87–133; Berlin.

EPPER, F. & NÖTHIGER, R. (1982): Genetic and developmental evidence for a repressed genital primordium in *Drosophila melanogaster*. – Devl Biol., **94**: 163–175; New York, etc.

ESCHERICH, K. (1923): Die Forstinsekten Mitteleuropas. Ein Lehr- und Handbuch. 2. Spezieller Teil. Erste Abteilung. [. . .]. – XII + 664 pp.; Berlin (Parey).

EVANS, M.E.G. (1961): The muscular and reproductive systems of *Atomaria ruficornis* (Marsham) (Coleoptera, Cryptophagidae). – Trans. R. Soc. Edinburgh, **64**: 297–399; Edinburgh.

FÉRÉ, C. (1898): Expériences relatives aux rapports homosexuels chez les hannetons. – C. r. hebd. Séanc. Mém. Soc. Biol., (10) **5**: 549–551; Paris.

FIORI, G. (1954): Morfologia addominale, anatomia ed istologia degli apparati genitali di „*Pimelia angulato Confalonierii*" Grid. (Coleoptera Tenebrionidae) e formazione dello spermatoforo. – Boll. Ist. Ent., Bologna, **20**: 377–422; Bologna.

FLEMING, W.E. (1972): Biology of the Japanese beetle. – Tech. Bull., Agric. Res. Serv., U. S. Dep. Agric., **1449**: 129 pp.; Washington, D.C.

FOUDRAS, A.C.M.E. (1860): Altisides. – Annls Soc. linn. Lyon (N. S.), **6** (1859): 137–384; Lyon.

FRANCKE-GROSMANN, H. (1951): Über Kopulation, Eiablage und Gelbkörperbildung beim Riesenbastkäfer *Dendroctonus micans* Kug. – Verh. dt. Ges. angew. Ent., **11**: 142–153; Berlin.

FRANZ, J.M. (1958): Studies on *Laricobius erichsonii* Rosenh. (Coleoptera: Derodontidae) a predator on chermesids. Part II. External anatomy. – Entomophaga, **3**: 165–196; Paris.

FÜRSCH, H. (1973): Synonymie der äußeren männlichen Geschlechtsorgane der Coccinelliden (Col.). – NachrBl. bayer. Ent., **22**: 44–49; München.

GADEAU DE KERVILLE, H. (1896): Perversion sexuelle chez des Coléoptères mâles. – Bull. Soc. ent. Fr., **1896**: 85–87; Paris.

– (1900): L'accouplement des Coléoptères. – Bull. Soc. ent. Fr., **1900**: 101–107; Paris.

GAEDE, H.M. (1815): Beyträge zur Anatomie der Insekten. – 34 pp., 2 Taf.; Altona (Hammerich).

GAUSS, R. (1966): Cyclopie bei *Pleolophus brachypterus* (Grav.) (Hym. Ichneum.), Gynander von *Polistes gallicus* (Linné) (Hym. Vesp.) und Kopulations-Anomalie von *Melolontha melolontha* (Linné) (Col. Lamellic.). – Dt. ent. Z. (N. F.), **13**: 291–294; Berlin.

GOLDSCHMIDT, R. (1927): Weitere morphologische Untersuchungen zum Intersexualitätsproblem. – Z. wiss. Biol. (Abt. A: Z. Morph. Ökol. Tiere), **8**: 63–95; Berlin.

GREGORY, G.E. (1970): Silver staining of insect central nervous system by Bodian Protargol method. – Acta zool., **51**: 169–178; Stockholm.

GREGORY, G.E., GREENWAY, A.R. & LORD, K.A. (1980): Alcoholic Bouin fixation of insect nervous systems for Bodian silver staining. I. Composition of 'aged' fixative. – Stain Techn., **55**: 143–149; Baltimore.

GRODNER, M.L. & STEFFENS, W.L. (1978): Evidence of a chemotactic substance in the spermathecal gland of the female boll weevil (Coleoptera: Curculionidae). – Trans. Am. micr. Soc., **97**: 116–120; Columbus.

GUPTA, A.P. (1966): External genitalia of Meloidae (Coleoptera). I. The genitalia and their musculature in *Lytta vulnerata*. – Ann. ent. Soc. Am., **59**: 736–746; College Park.

HABECK, D.H. (1964): Notes on the biology of the Chinese Rose Beetle, *Adoretus sinicus* Burmeister in Hawaii. – Proc. Hawaiian ent. Soc., **18**: 399–403; Honolulu.

HAECKEL, E. (1866): Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von CHARLES DARWIN reformirte Descendenz-Theorie. **1.** Allgemeine Anatomie der Organismen. Kritische Grundzüge der mechanischen Wissenschaft von den entwickelten Formen der Organismen, begründet durch die Descendenz-Theorie. – XXXII + 574 pp., 2 Taf.; Berlin (Reimer).

HARDY, R.J. (1981): Some aspects of the biology and behaviour of *Adoryphorus couloni* (Burmeister) (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). – J. Austr. ent. Soc., **20**: 67–74; Brisbane.

HARNISCH, W. (1915): Über den männlichen Begattungsapparat einiger Chrysomeliden. Ein Beitrag zur Phylogenie des Copulationsapparates der Käfer. – Z. wiss. Zool., **114**: 1–94, Taf. 1; Leipzig.

HAUSER, G. (1880): Physiologische und histiologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. – Z. wiss. Zool., **34**: 367–403, Taf. 17–19; Leipzig.

HEBERDEY, R. (1928): Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des männlichen Geschlechtsapparates der Coleopteren. – Z. wiss. Biol. (Abt. A: Z. Morph. Ökol. Tiere), **10**: 533–575, Taf. XIV-XV; Berlin.

HENNIG, W. (1982): Phylogenetische Systematik. – 246 pp.; Berlin & Hamburg (Parey).

HIEKE, F. (1966): Vergleichende funktionelle Anatomie der Abdominalmuskulatur einiger männlicher Coleopteren unter besonderer Berücksichtigung des Genitoanalkomplexes. – Dt. ent. Z. (N. F.), **13**: 1–168; Berlin.

– (1971): Die Evolution des 9. Abdominalsegmentes bei den Lamellicornia (Coleopteren). – Proc., XIII Int. Congr. Ent., Moscow, 2–9 August, 1968, **1**: 252; Moskva.

HORSFALL, W.R. & ANDERSON, J.F. (1963): Thermally induced genital appendages on mosquitoes. – Science, **141**: 1183–1184; Washington, D.C.

HOYT, C.P., OSBORNE, G.O. & MULCOCK, A.P. (1971): Production of an insect sex attractant by symbiotic bacteria. – Nature, **230**: 472–473; London.

HURPIN, B. (1962): Super-famille des Scarabaeoidea. – Pp. 24–204. – *In:* A.S. BALACHOWSKY (éd.): Entomologie appliquée à l'agriculture. Traité. Tome **1.** Coléoptères. 1. Volume. Caraboidea-Staphylinoidea-Hydrophiloidea Scarabaeoidea-Dascilloidea-Cantharoidea Bostrychoidea-Cucujoidea-Phytophagoidea (Cerambycidae et Bruchidae). – Paris (Masson).

IABLOKOFF-KHNZORIAN, S.M. (1977): Über die Phylogenie der Lamellicornia (Insecta, Coleoptera). – Ent. Abh., St. Mus. Tierk. Dresden, **41**: 135–200; Leipzig.

IUGA, V.G. & ROŞCA, A. (1962): La morphologie de l'apex abdominal chez les Cerambycidae (Col.), comparé à celui des hyménoptères. – Trav. Mus. Hist. nat. „Gr. Antipa", **3**: 101–156; Bucarest.

– & – (1966): Morphologie du sommet abdominal des caraboïdes, comparé à celui des coléoptères avec ovipositeur. – Trav. Mus. Hist. nat. „Grigore Antipa", **6**: 171–226; Bucureşti.

IVAŠČENKO, I.I., OLEŠČENKO, I.N., ADAMENKO, E.A. & PLEŠKOVA, V.S. (1972): Polovoi attraktant aprel'skogo chrušča *Rhizotrogus aequinoctialis*. – Zool. Z., **51**: 144–146; Moskva.

JACOBSON, M. (1965): Insect sex attractants. – XI + 154 pp.; New York etc. (Interscience Publishers).

– (1972): Insect sex pheromones. – XII + 382 pp.; New York & London (Academic Press).

JANCKE, O. (1928): Beiträge zur Biologie und Bekämpfung des Maikäfers. – Z. angew. Ent., **13**: 97–107; Berlin.

JEANNEL, R. (1941): L'isolement, facteur de l'évolution. – Revue fr. Ent., **8**: 101–110; Paris.

– (1955): L'édéage. Initiation aux recherches sur la systématique des coléoptères. – Publ. Mus. natn. Hist. nat., **16**: 155 pp.; Paris.

JEANNEL, R. & PAULIAN, R. (1944): Morphologie abdominale des coléoptères et systématique de l'ordre. – Revue fr. Ent., **11**: 65–110; Paris.

JOHANNESSON, J. (1975): Some aspects of the biology of adult black beetles, *Heteronychus arator*, Fabr. (Coleoptera, Scarabaeidae). – Thesis, Master of Science in Zoology, University of Auckland; XII + 130 pp. [unveröffentlicht; bei der Bibliothek der University of Auckland erhältlich]

KASTON, B.J. (1936): The morphology of the elm bark beetle, *Hylurgopinus rufipes* (Eichhoff). – Bull., Connecticut agric. Exp. Stn, **387**: 613–650; New Haven.

KÉLER, S. VON (1955): Entomologisches Wörterbuch mit besonderer Berücksichtigung der morphologischen Terminologie. – 679 pp., 33 Taf.; Berlin (Akademie-Verlag).

– (1963): Entomologisches Wörterbuch mit besonderer Berücksichtigung der morphologischen Terminologie. 3. Aufl. – XVI + 774 pp., 33 Taf.; Berlin (Akademie-Verlag).

KELLER, S. (1984): Was ist mit dem Maikäfer los? – Kosmos, **80**(5): 34–41; Stuttgart.

– (1986): Biologie. – Pp. 12–24. – *In:* R. BÜCHI, E. KELLER, S. KELLER, W. MEIER, A. STAUB & T. WILDBOLZ: Neuere Erkenntnisse über den Maikäfer. – Beih. Mitt. Thurgau. naturf. Ges.; Frauenfeld.

KERSCHNER, T. (1913): Die Entwicklungsgeschichte des männlichen Copulationsapparats von *Tenebrio molitor* L. – Zool. Jb. (Abt. Anat.), **36**: 337–373; Jena.

KLEMM, M. (1929): Beitrag zur Morphologie und Biologie der *Epilachna chrysomelina* Fabr. (Coleopt.). – Z. wiss. InsektBiol., **24**: 231–251, Taf. II-IV; Berlin-Hermsdorf.

KRAATZ, G. (1881): Ueber die Wichtigkeit der Untersuchung des männlichen Begattungsgliedes der Käfer für Systematik und Art-Unterscheidung. – Dt. ent. Z., **25**: 113–126; Berlin.

KRATOCHVÍL, J., LANDA, V., NOVÁK, K. & SKUHRAVÝ, V. (1953): Chrousti a boj s nimi. – 156 pp.; Praha (Nakladatelství Československé Akademie Věd).

KRELL, F.-T. (1992): Verschmelzung von Antennomeren (Symphysocerie) als Regelfall bei *Temnorhynchus repandus* Burmeister, 1847, sowie phylogenetische, taxonomische, faunistische und nomenklaturische Anmerkungen zu diversen Taxa dieser Gattung (Coleoptera. Scarabaeoidea, Melolonthidae, Dynastinae, Pentodontini). – Dt. ent. Z. (N. F.), **39**: 295–367; Berlin.

KROEGER, H. (1959): The genetic control of genital morphology in *Drosophila*. A study of the external genitalia of sex mosaics. – Wilhelm Roux' Arch. EntwMech., **151**: 301–322; Berlin.

KUSNEZOV, N.J. (1926): The morphology of the copulatory structures in some cases of gynandromorphism in Lepidoptera. – Biol. Bull., **51**: 245–256; Woods Hole.

LABOULBÈNE, A. (1859): Examen anatomique de deux *Melolontha vulgaris* trouvés accouplés et paraissant du sexe male. – Annls Soc. ent. Fr., (3) **7**: 567–570; Paris.

LANDA, V. (1960a): Origin, development and function of the spermatophore in cockchafer (*Melolontha melolontha* L.). – Čas. Čs. Spol. ent., **57**: 297–316, Taf. 1–6.; Praha.

– (1960b): New findings in the development of the spermatophore of *Melolontha melolontha* L. – Verh., 11. Int. Kongr. Ent., **1**: 355–357; Wien.

– (1960c): Development and function of imaginal male reproductive organs of the chockchafer *Melolontha melolontha* L. – Pp. 111–114.– *In*: HRDÝ, I. (ed.): The ontogeny of insects. Acta symposii de evolutione insectorum Praha 1959. Prague (Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences).

– (1961a): Use of an artificial spermatophore in the study of activation of spermatozoa and development of spermatophores in the cockchafer. – Nature, **190**: 935–936; London.

– (1961b): Experiments with an artificial spermatophore in cockchafer (*Melolontha melolontha* L.). – Čas. Čs. Spol. ent., **58**: 297–301, 2 Taf.; Praha.

LANG, V. (1947): O mnohotvárnosti pigidia chrousta obecného. – Ent. Listy, **10**: 56–58; Brno.

LAWRENCE, J.F. & BRITTON, E.B. (1991): Coleoptera (Beetles). – Pp. 543–683. – *In:* Division of Entomology, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (ed.): The Insects of Australia. A textbook for students and research workers. 2. ed. Vol. **2**. Carlton, Victoria (Melbourne University Press).

LAWRENCE, J.F. & NEWTON, A.F. (1995): Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). – Pp. 779–1006. – *In:* J. PAKALUK & S.A. SLIPINSKI (eds.): Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of ROY A. CROWSON. 2. Warszawa (Muzeum i Instytut Zoologii PAN).

LEAL, W.S., MATSUYAMA, S., KUWAHARA, Y., WAKAMURA, S. & HASEGAWA, M. (1992): An amino acid derivative as the sex pheromone of a Scarab Beetle. – Naturwiss., **79**: 184–185; Berlin.

LEAL, W.S., SAWADA, M., MATSUYAMA, S., KUWAHARA, Y. & HASEGAWA, M. (1993): Unusual periodicity of sex pheromone production in the large black chafer *Holotrichia parallela*. – J. chem. Ecol., **19**: 1381–1391; New York.

LECATO, G.L. & PIENKOWSKI, R.L. (1973): Insemination and sperm storage in the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Gyllenhal) (Coleoptera: Curculionidae). – Int. J. Insect Morph. Embryol., **2**: 257–263; New York.

LE LAGADEC, M.D. (1989): Phylogenetic significance of the external male genitalia in the superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera). – Proc., 7th Ent. Congr. Ent. Soc. Sth. Afr., Pietermaritzburg, 10–13 July, 1989: 83; Pretoria.

LINSENMAIR, K.E. (1969): Anemomenotaktische Orientierung bei Tenebrioniden und Mistkäfern (Insecta, Coleoptera). – Z. vergl. Phys., **64**: 154–211; Berlin.

LITTLEFIELD, C.L. & BRYANT, P.J. (1979): Sexual homologies and intercalation between parts of the male and female genital discs of *Drosophila melanogaster*. – Dev. Biol., **70**: 180–194; New York.

LUPO, V. (1949): Studio biologico sull'*Anomala ausonia* var. *neapolitana* Reitt. – Boll. Lab. Ent. agr. „Filippo Silvestri", **9**: 78–110; Portici.

LYNGNES, R. (1956): Asymmetrical genital segments in *Hylecoetus dermestoides* L. (Col.). – Norsk ent. Tidsskr., **10**: 31–36; Oslo.

MACHATSCHKE, J.W. (1962): Bemerkungen zum System der Coleoptera. – Ber. **9**. Wandervers. dt. Ent.: 121–137; Berlin.

MAHAL, M.S., SINGH, R. & SINGH, B. (1991): Mating behaviour of white grub, *Holotrichia consanguinea* Blanchard and its use as an index of population estimation. – J. Insect Sci., **4**: 27–31; Ludhiana.

MAIER, W. (1994): Erkenntnisziele einer organismischen Biologie – Unter besonderer Berücksichtigung der Strukturforschung. – Pp. 67–100. – *In:* W. MAIER & T. ZOGLAUER (Hrsg.): Technomorphe Organismuskonzepte. Modellübertragung zwischen Biologie und Technik; Stuttgart-Bad Cannstatt (Frommann-Holzboog).

MAO, YING-TOU (1935): Morphology and anatomy of the scarabaeid beetle. – Peking nat. Hist. Bull., **9**: 299–323, Taf. I-V; Peking.

MATSUDA, R. (1976): Morphology and evolution of the insect abdomen with special reference to developmental patterns and their bearings upon systematics. – VIII + 534 pp.; Oxford etc. (Pergamon Press).

MAZE, . . . (1884): Quelques observations sur les hannetons. – J. offic. Rép. franç., **16**: 2102–2103; Paris.

MENDOZA, C.E. & PETERS, D.C. (1968): Morphology and histology of the reproductive systems of adult Southern Corn Rootworm. – Ann. ent. Soc. Am., **61**: 1279–1284; College Park.

MENEES, J.H. (1963): Embryonic and postembryonic homologies of insect genitalia as revealed in development of male and female reproductive systems of the European Chafer, *Amphimallon majalis* Razoumowski (Coleoptera: Scarabaeidae). – Mem. Cornell Univ. agric. Exp. Stn, **381**: 60 pp.; Ithaca.

METCALFE, M.E. (1933): The structure and development of the reproductive system in the Coleoptera with notes on its homologies. – Q. J. micr. Sci., **75**: 49–129, Taf. 7–10; London.

MICKOLEIT, G. (1973): Über den Ovipositor der Neuropteroidea und Coleoptera und seine phylogenetische Bedeutung (Insecta, Holometabola). – Z. Morph. Tiere, **74**: 37–64; Berlin.

MOLLENHAUER, D. (1970): Betrachtungen über Bau und Leistung der Organismen 1. Teil: Begriffliches, Terminologisches, Sprachliches und einige Erläuterungen dazu. – Aufs. Reden Senck. naturf. Ges., **19**: 55 pp.; Frankfurt a.M.

MUIR, F. (1915): Notes on the ontogeny of the genital tubes in Coleoptera. – Psyche, **22**: 147–152, Taf. XII; Cambridge.

– (1918): Notes on the ontogeny and morphology of the male genital tube in Coleoptera. – Trans. R. ent. Soc. Lond., **1918**: 223–229, Taf. X; London.

NAGASHIMA, T. (1991): Postembryonic development and homology of external genitalia in *Galloisiana nipponensis* (Caudell et King) (Notoptera: Grylloblattidae). – Int. J. Insect Morph. Embryol., **20**: 157–168; Oxford.

NECKER, N.J. DE (1790): Phytozoologie philosophique, dans laquelle on démontre comment le nombre des genres & des especes, concernant les animaux & les végétaux, a été limité &

fixé par la nature; avec les moyens de donner l'histoire la plus complette & la plus parfaite de ces corps organisés différens, selon la découverte du système naturel. – 16 + 78 pp.; Neuwied sur le Rhin (Société typographique).

NELSON, G. (1994): Homology and systematics. – Pp. 101–149. – *In:* B.K. HALL (ed.): Homology. The hierarchical basis of comparative biology; San Diego, etc. (Academic Press.)

NICHOLS, S.W. (1986): Early history of the use of genitalia in systematic studies of Coleoptera. – Quaest. ent., **22**: 115–141; Edmonton.

– (1989): The TORRE-BUENO glossary of entomology. Revised edition of a glossary of entomology by J. R. DE LA TORRE-BUENO including supplement A by GEORGE S. TULLOCH. – XVII + 840 pp.; New York (N. Y. Ent. Soc., Am. Mus. Nat. Hist.).

NIELSEN, A. (1957). On the evolution of the genitalia in male insects. – Ent. Medd., **28**: 27–57; København.

NIKLAS, O.F. (1970): Die Variabilität einiger Artmerkmale von *Melolontha melolontha* (Linnaeus) und *M. hippocastani* Fabricius (Coleoptera: Lamellicornia: Melolonthidae). – NachrBl. Dt. Pflanzenschutzd., **22**: 182–189; Stuttgart.

– (1974): Familienreihe Lamellicornia, Blatthornkäfer. – Pp. 85–129. – *In:* W. SCHWENKE (Hrsg.): Die Forstschädlinge Europas. Ein Handbuch in fünf Bänden. **2**: Käfer. – Hamburg, Berlin (Parey).

NOEL, P. (1895): Les accouplements anormaux chez les insectes. – Misc. ent., **3**: 114; Narbonne.

NÖTHIGER, R., DÜBENDORFER, A. & EPPER, F. (1977): Gynandromorphs reveal two separate primordia for male and female genitalia. – Wilhelm Roux' Arch. dev. Biol., **181**: 367–373; Berlin.

NONVEILLER, G. (1958): O ponašanju nesparene ženke malih gundelja sa osvrtom na funkciju dodatnih žlezda ženskog polnog aparata. – Zašt. bilja, **49/50**: 175–181; Beograd.

– (1960): Biološke odlike imaga malih gundelja (tribus Rhizotrogini, fam. Scarabaeidae, Coleoptera) sa posebnim osvrtom na njegovo rojenje. – Biblioteka Arhiva za Poljoprivredne Nauke, **16**: 128 pp.; Beograd.

– (1965): Monographie der Gattung *Miltotrogus* (Col. Melolonth.). – Ent. Arb. Mus. G. Frey, **16**: 5–105; Tutzing.

ORMANCEY, [P.] (1848): De l'étui pénial considéré comme limite de l'espèce dans les Coléoptères. – C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., **27**: 606–608; Paris.

– (1849): Recherches sur l'étui pénial considéré comme limite de l'espèce dans les coléoptères. – Annls Sci. nat., Zool., (3) **12**: 227–242, Taf. 4; Paris.

OWEN, R. (1843): Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals, delivered at the Royal College of surgeons in 1843. – 392 pp.; London (Longman, Brown, Green, and Longmans).

PATTERSON, C. (1982): Morphological characters and homology. – Syst. Assoc. spec. Vol., **21** (JOYSEY, K.A. & FRIDAY, A.E. (eds.): Problems of phylogenetic reconstruction): 21–74.

PAULIAN, R. (1988): Biologie des coléoptères. – XI + 719 pp.; Paris (Lechevalier).

PESCHKE, K. (1978): Funktionsmorphologische Untersuchungen zur Kopulation von *Aleochara curtula* Goeze (Coleoptera, Staphylinidae). – Zoomorph., **89**: 157–184; Berlin, etc.

PETERS, D.S., MOLLENHAUER, D. & GUTMANN, W.F. (1971): Bau, Konstruktion und Funktion des Organismus. – Natur Mus., **101**: 208–218; Frankfurt a. M.

PIC, M. (1907): Notes entomologiques variées. – Bull. Soc. Hist. nat. Autun, **20**: 114–117; Autun.

RASPAIL, X. (1893): Contribution à l'histoire naturelle du hanneton (*Melolontha vulgaris*). Moeurs et reproduction. – Mém. Soc. zool. Fr., **6**: 202–213; Paris.

– (1896): Obsérvations complémentaires sur la ponte et les moeurs du hanneton. – Mém. Soc. zool. Fr., **9**: 331–348; Paris.

REEKER, H. (1907): Wie erfolgt die Begattung des Maikäfers? – Zool. Beob., **43**: 157–158; Frankfurt a.M.

REIF, W.-E., THOMAS, R.D.K. & FISCHER, M.S. (1985): Constructional morphology: the analysis of constraints in evolution. Dedicated to A. SEILACHER in honour of his 60. birthday. – Acta biotheor., **34**: 233–248; Dordrecht.

RIEPPEL, O. (1992): Homology and logical fallacy. – J. evolut. Biol., **5**: 701–715; Basel.

RITTERSHAUS, K. (1927): Studien zur Morphologie und Biologie von *Phyllopertha horticola* L. und *Anomala aenea* Geer. (Coleopt.). – Z. wiss. Biol. (Abt. A: Z. Morph. Ökol. Tiere), **8**: 271–408; Berlin.

RODRÍGUEZ, V. (1994): Function of the spermathecal muscle in *Chelymorpha alternans* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). – Phys. Ent., **19**: 198–202; Oxford.

RÖSEL, A.J. (1749): Die zu der monatlich herauskommenden Insecten-Belustigung gehörige Sammlung derer Erd-Kefer hiesiges Landes. Erste Klasse. In welcher nicht nur allein verschiedene hiesige, insbesondere so genannte Erd-Kefer nach ihrem Ursprung und andern wunderbaren Eigenschaften aus eigener Erfahrung, sondern auch einige ausländische zu dieser Classe gehörige, beschrieben, und in accuraten, sauber illuminirten Kupferstichen, nach dem Leben abgebildet, dargestellet werden. – 24 + 72 pp., 9 Taf. – *In:* A.J. RÖSEL (1749): Der monatlich-herausgegebenen Insecten-Belustigung Zweyter Theil, welcher acht Classen verschiedener sowohl inländischer/ als auch eniger ausländischer Insecte enthält: Alle nach ihrem Ursprung, Verwandlung und andern wunderbaren Eigenschaften, gröstenteils aus eigener Erfahrung beschrieben, und in sauber illuminirten Kupfern, nach dem Leben abgebildet. Nürnberg (Verfasser).

RÜCKER, W.H. (1994): Über die Zucht von Latridiiden (Col., Latridiidae). – Mitt. ArbGem. rhein. Kol., **4**: 59–63; Bonn.

SCHÄFER, R. (1954): Zur Kenntnis der Anatomie, Physiologie und Ökologie des Brachkäfers, *Rhizotrogus aestivus* Oliv. (Col. Lam.). – Z. angew. Ent., **35**: 381–424; Berlin.

SCHEERPELTZ, O. (1934): Der Maikäfer. – Brehm-Bücher, **16**: 32 pp.; Berlin.

SCHMITT, M. (1989): On the phylogenetic position of the Bruchidae within the Chrysomeloidea (Coleoptera). – Entomography, **6**: 531–537; Sacramento.

SCHNEIDER, F. (1952): Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer (*Melolontha vulgaris* F. und *M. hippocastani* F.) sowie über die Entstehung von Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen. – Mitt. schweiz. ent. Ges., **25**: 269–340, 2 Taf.; Schaffhausen.

SCHOLTZ, C.H. (1990): Phylogenetic trends in the Scarabaeoidea (Coleoptera). – J. nat. Hist., **24**: 1027–1066; London.

SCHOLTZ, C.H. & CHOWN, S.L. (1995): The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach. – Pp. 355–374. – *In:* J. PAKALUK & S.A. SLIPINSKI (eds.): Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of ROY A. CROWSON. **1**. Warszawa (Muzeum i Instytut Zoologii PAN).

SCHUCH, K. (1935): Beobachtungen über die Biologie des Maikäfers. – Arb. phys. angew. Ent., **2**: 157–174; Berlin-Dahlem.

SCHÜPBACH, T., WIESCHAUS, E. & NÖTHIGER, R. (1978): The embryonic organization of the genital disc studied in genetic mosaics of *Drosophila melanogaster*. – Wilhelm Roux's Arch. dev. Biol., **185**: 249–270; Berlin.

SCHUSTER, J.C. (1975): A comparative study of copulation in Passalidae (Coleoptera): new positions for beetles. – Coleopts Bull., **29**: 75–81; Gainsville.

SCHWERDTFEGER, F. (1928): Untersuchungen über die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsorgans von *Melolontha melolontha* L. während der Schwärmzeit. – Z. angew. Ent., **13**: 267–300; Berlin.

SCUDDER, G.G.E. (1971): Comparative morphology of insect genitalia. – Annu. Rev. Ent., **16**: 379–406; Palo Alto.

SHARP, D. & MUIR, F. (1912): The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. – Trans. ent. Soc. Lond., **1912**: 477–642, Taf. 42–78; London.

SIEBOLD, C.T. VON (1837): Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Thiere. – Arch. Anat. Physiol. wiss. Med., **1837**: 381–439, Taf. 20; Leipzig.

SINGH PRUTHI, H. (1924): On the post-embryonic development and homologies of the male genital organs of *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera). – Proc. zool. Soc. Lond., **1924**: 857–868, Taf. 1–3; London.

– (1925): Homologies of the genital ducts of insects. – Nature, **115**: 763; London.

SMITH, E.L. (1969): Evolutionary morphology of external insect genitalia. 1. Origin and relationships to other appendages. – Ann. ent. Soc. Am., **62**: 1051–1079; College Park.

SMITH, J.B. (1889): Notes on the species of *Lachnosterna* of temperate North America, with descriptions of new species. – Proc. U. S. natn. Mus., **11**: 481–525, Taf. 48–60; Washington, D.C.

SNODGRASS, R.E. (1933): Morphology of the insect abdomen. Part II. The genital ducts and the ovipositor. – Smiths. misc. Coll., **89**(8): 148 pp.; Washington, D.C.

– (1935): Principles of insect morphology. – IX + 667 pp.; New York & London (McGraw Hill).

– (1957): A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. – Smiths. misc. Coll., **135**(6): 60 pp.; Washington, D.C.

– (1963): A contribution toward an encyclopedia of insect anatomy. – Smiths. misc. Coll., **146**(2): V + 48 pp.; Washington, D.C.

STEIN, F. (1847): Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insecten in Monographien bearbeitet. Erste Monographie. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. – VIII + 139 pp., 9 Taf.; Berlin (Duncker und Humblot).

STEVENS, P.F. (1984): Homology and phylogeny: Morphology and systematics. – Syst. Bot., **9**: 395–409; Tallahassee.

STRAUS-DURCKHEIM, H. (1828): Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du *Melolontha vulgaris* (Hanneton), donnée comme exemple de l'organisation des coléoptères. – XIX + 435 pp. [Textband]; 36 pp., 20 Taf. [Tafelband]; Paris & Strasbourg (Levrault); Bruxelles (Librairie parisienne).

STRINGER, I.A.N. (1988): The female reproductive system of *Costelytra zealandica* (White) (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). – N. Z. J. Zool., **15**: 513–533; Wellington.

– (1990): The male reproductive system of *Costelytra zealandica* (White)(Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae. – N. Z. J. Zool., **17**: 323–339; Wellington.

SUCKOW, [F.W.L.] (1823): Ueber die Natur des Maykäfers (*Melolontha vulgaris* Fabr.). – Verh. Großherzogl. Bad. landw. Ver. Ettlingen, **3**: 149–159, 3 Taf. [Erschien auch als Monographie: SUKOW, [F.W.L.] (1824): Naturgeschichte des Maykäfers. (*Melolontha vulgaris* Fabr.). 36 pp., 3 Taf.; Carlsruhe und Baden (Marr).]

SWAMMERDAMM, J. (1737): Biblia naturae; sive historia insectorum, in classes certas redacta, nec non exemplis, et anatomico variorum animalculorum examine, aeneisque tabulis illustrata. Omnia Lingua Batava, Auctori vernacula, conscripta. Tom. **1**. Leydae (Severinum, Vander Aa, Vander Aa).

– (1738): Dito Tom. **2**.

SZABAD, J. & NÖTHIGER, R. (1992): Gynandromorphs of *Drosophila* suggest one common primordium for the somatic cells of the female and male gonads in the region of abdominal segments 4 and 5. – Development, **115**: 527–533; Cambridge.

TANDON, G.N. (1970): On the morphology and musculature of the male reproductive organs of *Dermestes maculatus* DeGeer (Coleoptera: Dermestidae). – Proc. R. ent. Soc. Lond. (A), **45**: 160–168; London.

TASHIRO, H. (1987): Turfgrass insects of the United States and Canada. – XIV + 391 pp., 64 Taf.; Ithaca, London (Cornell University Press).

TASHIRO, H., GYRISCO, G.G., GAMBRELL, F.L., FIORI, B.J. & BREITFELD, H. (1969): Biology of the European Chafer *Amphimallon majalis* (Coleoptera Scarabaeidae) in northeastern United States. – Bull., N. Y. St. agric. Exp. Stn, **828**: 71 pp.; Geneva.

THILO, O. (1899): Sperrvorrichtungen im Tierreiche. – Biol. Centralbl., **19**: 504–517; Leipzig.

THORNHILL, R. (1983): Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. – Am. Nat., **122**: 765–788; Chicago.

TIPPMANN, F.F. (1964): Biologische Beobachtungen an Lamellicorniern. – Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer, **60**: 47–67; Krefeld.

TRAVIS, B.V. (1939): Habits of the June beetle, *Phyllophaga lanceolata* (Say) in Iowa. – J. econ. Ent., **32**: 690–693; Columbus.

TUXEN, S.L. (1969): Nomenclature and homology of genitalia in insects. – Mem. Soc. ent. it., **48**: 6–16; Genova.

– (ed.) (1970): Taxonomist's glossary of genitalia in insects. 2. edition. – 359 pp.; Copenhagen (Munksgaard).

URAL, İ. (1968) Karadeniz fındıklarında zarar yapan mayıs böceği (*Melolontha melolontha*) üzerinde araştırmalar. – Bitiki Koruma Bült., **8**: 3–38; Ankara.

VERHOEFF, C. (1893): Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera, ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Verwandschaft derselben. – Dt. ent. Z., **1893**: 113–170, Taf. 1–4; Berlin.

VERMA, K.K. (1969): Functional and developmental anatomy of the reproductive organs in the male of *Galerucella birmanica* Jac. (Coleoptera, Phytophaga, Chrysomelidae). – Annls Sci. nat. (Zool.), (12) **11**: 139–234; Paris.

– (1994): 'Retournement' of the aedeagus in Chrysomelidae. – Pp. 355–362. – *In:* P.H. JOLIVET, M.L. COX & E. PETITPIERRE (eds.): Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. – Series Entomologica **50**; Dordrecht, Boston, London (Kluwer).

VERMA, K.K. & KUMAR, D. (1972): The aedeagus, its musculature, and 'retournement' in *Aspidomorpha miliaris* F. (Coleoptera, Phytophaga, Chrysomelidae). – J. nat. Hist., **6**: 699–719; London.

VILLAVASO, E.J. (1975a): Functions of the spermathecal muscle of the boll weevil, *Anthonomus grandis*. – J. Insect Physiol., **21**: 1275–1278; Oxford.

– (1975b): The rôle of the spermathecal gland of the boll weevil, *Anthonomus grandis*. – J. Insect Physiol., **21**: 1457–1462; Oxford.

WAGNER, G.P. (1989): The biological homology concept. – Annu. Rev. Ecol. Syst., **20**: 51–69; Palo Alto.

WEBER, L. (1915): Abnorme Copula bei *Melolontha vulgaris* L. – Zool. Anz., **46**: 219–221; Leipzig.

WEIDNER, H. (1982): Handbuch der Zoologie. **4**. Band: Arthropoda – 2. Hälfte: Insecta. Zweite Auflage. 1. Teil Allgemeines. 11. Morphologie, Anatomie und Histologie. – 531 pp.; Berlin & New York (De Gruyter).

WING, S.R. (1985): Prolonged copulation in *Photinus macdermotti* with comparative notes on *Photinus collustrans* (Coleoptera: Lampyridae). – Fl. Ent., **68**: 627–634; Gainesville.

YOKOYAMA, T., COPELAND, N.G., JENKINS, N.A., MONTGOMERY, C.A., ELDER, F.F.B. & OVERBEEK, P.A. (1993): Reversal of left-right asymmetry: A situs inversus mutation. – Science, **260**: 679–682; Washington, D.C.

YUNG, E. (1889–1894): Typus: *Melolontha vulgaris*, Fabr. – Pp. 136–176. – *In:* C. VOGT & E. YUNG: Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. **2**. Band. Braunschweig (Vieweg).

ZACHARUK, R.Y. (1958): Postembryonic development of the reproductive systems of the prairie grain wireworm, *Ctenicera aeripennis destructor* (Brown) (Coleoptera: Elateridae). – Can. J. Zool., **36**: 753–777; Ottawa.

ZAMOTAILOV, A.S. (1988): O polovych attraktantach i polovom povedenij u plastinčatousych (Coleoptera, Scarabaeidae). – Vest. Zool., **1988**(6): 61–64; Kiev.

ZANDER, E. (1900): Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. – Z. wiss. Zool., **67**: 461–489, Taf. 27; Leipzig.

ZELDITCH, M.L., FINK, W.L. & SWIDERSKI, D.L. (1995): Morphometrics, homology, and phylogenetics: quantified characters as synapomorphies. – Syst. Biol., **44**: 179–189; Washington, D.C.

ZIA, Y. (1936): Comparative studies of the male genital tube in Coleoptera Phytophaga. – Sinensia, **7**: 319–352.

ZWICK, P. (1970): Fixierung ausgestülpter Präputialsäcke. – Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer, **66**: 121–122; Krefeld.

Anschrift des Verfassers:

Dr. FRANK-THORSTEN KRELL, Bayerische Julius-Maximilians-Universität, Lehrstuhl Zoologie III, Biozentrum, Am Hubland, D–97074 Würzburg.
e-mail: krell @ biozentrum.uni-wuerzburg.de

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

QH
5
S932
NH

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 538	40 S.	Stuttgart, 31. 5. 1996

Das pleonale Skelet-Muskel-System und die phylogenetisch-systematische Stellung der Familie Mesoniscidae (Isopoda: Oniscidea)

The Pleonal Skeleton and Musculature System and the Phylogenetic-Systematic Position of the Family Mesoniscidae (Isopoda: Oniscidea)

Von Friedhelm Erhard, Stuttgart

Mit 36 Abbildungen

SMITHSONIAN
APR 4 1997
LIBRARIES

Summary

The pleonal skeleton and musculature of the terrestrial isopod *Mesoniscus alpicola* is described. The results are compared with existing data on further taxa of the Oniscidea, and are analysed by phylogenetic-systematic methods. The discussion of numerous character transformations leads to a reconstruction of the phylogenetic relationships inside the Oniscidea.

The cladistic analysis reveals a possible sister-group relationship within the Oniscidea between the family Ligiidae on the one hand, and the Tylidae, Mesoniscidae, Synocheta and Crinocheta on the other hand. While the Mesoniscidae, Synocheta and Crinocheta together form a well defined monophyletic taxon, the phylogenetic relations among these three groups remain largely unsolved.

Zusammenfassung

Das Skelet und die Muskulatur des Pleon der Landisopoden-Art *Mesoniscus alpicola* wird dokumentiert. Die Ergebnisse werden mit bestehenden Daten von Arten weiterer Landassel-Gruppen verglichen und unter phylogenetisch-systematischen Gesichtspunkten analysiert. Die Diskussion zahlreicher Merkmalstransformationen ermöglicht die Rekonstruktion eines Stammbaumes der Landisopoden-Hauptgruppen.

Innerhalb der Oniscidea besteht möglicherweise ein Schwestergruppenverhältnis zwischen der Familie Ligiidae einerseits und den Tylidae, Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta andererseits. Während die Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta gemeinsam eine

gut begründete monophyletische Gruppe bilden, sind die phylogenetischen Beziehungen zwischen diesen drei Taxa noch weitgehend unklar.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Material, Methode und Abkürzungen 3
2.1. Material 3
2.2. Methoden 3
2.3. Abkürzungen 4
3. Ergebnisse 5
3.1. Skelet des Pleonrumpfes 5
3.1.1. Exoskelet 5
3.1.2. Endoskelet 8
3.2. Muskulatur des Pleonrumpfes 8
3.3. Pleopoden 15
3.3.1. Pleopoden I 15
3.3.2. Pleopoden II 18
3.3.3. Pleopoden III 23
3.4. Uropoden 28
4. Diskussion 31
5. Dank 38
6. Literatur 39

1. Einleitung

Die stammesgeschichtlichen Beziehungen innerhalb der monophyletischen Gruppe der Landasseln (Oniscidea) werden vor allem in jüngster Zeit wieder kontrovers diskutiert. Ein Schwerpunkt dieser Diskussion beinhaltet die Frage nach der phylogenetisch-systematischen Position der Familie Mesoniscidae, welche lediglich die endogäisch lebenden Arten *Mesoniscus alpicola* und *Mesoniscus graniger* enthält. Wägele (1989) stellt die Mesoniscidae in die verwandtschaftliche Nähe der Landisopoden-Familien Tylidae und Ligiidae. Hingegen befürworten Schmalfuss (1989), Erhard (1995a, b) und Tabacaru & Danielopol (1996) eine enge phyletische Beziehung zu den Landassel-Gruppen Synocheta und Crinocheta.

Erhard (1995a) dokumentierte das Skelet-Muskel-System von vier Landassel-Arten aus den Gruppen Ligiidae, Tylidae und Crinocheta. Auf der Grundlage dieser Untersuchung waren ebenfalls Aussagen zur phylogenetischen Systematik der Oniscidea-Hauptgruppen möglich. Da jedoch Vertreter der Familie Mesoniscidae nur hinsichtlich weniger äußerer Merkmale untersucht werden konnten, blieben eine Reihe für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte wesentliche Fragen unbeantwortet.

Die vorliegende Arbeit liefert eine ausführliche Dokumentation des pleonalen Skelet-Muskel-Systems von *Mesoniscus alpicola.* Mit Hilfe eines Vergleiches dieser Untersuchungsergebnisse mit den in Erhard (1995a) gewonnenen Daten und einer anschließenden phylogenetischen Analyse wird versucht, die eingangs gestellte Frage nach der systematischen Stellung der Familie Mesoniscidae zu beantworten. Darüber hinaus dienen die erzielten Befunde dazu, weiterreichende Aussagen zum phylogenetischen System innerhalb der Oniscidea zu treffen.

2. Material, Methoden und Abkürzungen

2.1. Material

Folgende Landisopoden-Arten wurden untersucht:

Ligiidae:
Ligia oceanica (Linnaeus, 1767)
Ligia italica Fabricius, 1798
Ligia novaezealandiae Dana, 1853
Ligidium hypnorum (Cuvier, 1792)
Tylidae:
Tylos spinulosus Dana, 1853 sensu Schultz (1983) (SMNS 10145)
Tylos latreillei Audouin, 1826 (SMNS 1242, 1549)
Helleria brevicornis Ebner, 1868
Mesoniscidae:
Mesoniscus alpicola (Heller, 1858)
Mesoniscus graniger (Frivaldsky, 1865) (SMNS 6277)
Trichoniscidae (Synocheta):
Hyloniscus riparius (C. L. Koch, 1838)
Alpioniscus heroldi Verhoeff, 1931 (SMNS 5191)
Titanethes albus Schiödte, 1849 (SMNS 5080)
Scyphacidae (Crinocheta):
Deto marina (Chilton, 1848)
Scyphax ornatus Dana, 1853 (SMNS 14014)
Actaeciidae (Crinocheta):
Actaecia bipleura Lewis & Green, 1994[1])
Oniscidae (Crinocheta):
Oniscus asellus Linnaeus, 1758
Porcellionidae (Crinocheta):
Porcellio scaber Latreille, 1804

Einem Außengruppenvergleich dienten folgende aquatische Isopoden:

Phreatoicidea:
Colubotelson sp. (SMNS 14019)
Valvifera:
Saduria entomon (Linnaeus, 1758) (SMNS 4205)
Cymothoida:
Anilocra frontalis Milne-Edwards, 1840.

2.2. Methoden

Zur Rekonstruktion von Skelet und Muskulatur des Pleon von *Mesoniscus alpicola* wurden histologische Schnittserien in den drei üblichen Richtungen angefertigt und in Azan gefärbt. Die Schnittdicken betrugen 5–7µm. Zum Vergleich der inneren Pleon-Anatomie standen entsprechende Schnittserien der Landassel-Arten *Ligia oceanica, Tylos latreillei, Helleria brevicornis, Deto marina, Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* zur Verfügung. Zur Überprüfung einzelner Merkmalszustände innerhalb der Gruppe Oniscidea wurden eine Reihe weiterer Arten aus unterschiedlichen Familien berücksichtigt (siehe 2.1.).

---

[1]) Bei der von Green (1961, 1966) und Erhard (1995a) unter dem Namen *Actaecia pallida* Nicholls and Barnes, 1926 behandelten Art aus Tasmanien handelt es sich um die in Lewis & Green (1994) neubeschriebene Species *Actaecia bipleura*. Die Verbreitung von *Actaecia pallida* beschränkt sich lediglich auf das australische Festland.

Die Darstellung des Skelets der Untersuchungsobjekte erfolgte durch Mazeration der Tiere in Diäthylentriamin (Krauter 1980) und anschließender Färbung in Chlorazol-Black (Cannon 1937). In Bouin'scher Lösung fixierte und in Säurefuchsin gefärbte Tiere wurden ferner unter der Stereolupe manuell präpariert. Zur rasterelektronenoptischen Untersuchung dienten in Äthanol fixierte Tiere, die im „critical point-Verfahren" oder nach einer Hexamethyldisilizan-Behandlung an Luft getrocknet wurden.

Der Homologienvergleich und die phylogenetische Argumentation beruht auf der von Hennig (1966) vorgeschlagenen Methode.

2.3. Abkürzungen

Ap	Apophyse
C	Cuticula
En	Pleopoden-Endopodit
EnBg	Basalglied des Pleopoden-Endopoditen II
EnDg	Distalglied des Pleopoden-Endopoditen II
Ep	Pleopoden-Epipodit
Ex	Pleopoden-Exopodit
Fl	Führungslappen
G	Gelenkpunkt, Gelenkungsregion, Fixbereich
Gp	Genitalpapille
GPrEn	Gelenkung zwischen Protopodit und Endopodit
Hr	Haemolymph-Raum
IöEn	Insertionsöffnung des Endopoditen
IöEx	Insertionsöffnung des Exopoditen
IöPep	Insertionsöffnung des Pereiopoden
IöPp	Insertionsöffnung des Pleopoden
IöU	Insertionsöffnung des Uropoden
Lp	gezähntes Läppchen des Pleopoden-Endopodit II-Distalgliedes
M	Muskel
Mb	Membran
Mm	Muskeln
PeSt	Pereion-Sternit
PeStAp	laterale Apophyse der Caudalkante des Pereion-Sternits
PeT	Pereion-Tergit
PlDAp	Pleon-Dorsalapophyse
PlSt	Pleon-Sternit
PlStant	anteriorer Pleon-Sternit-Steg
PlStpst	posteriorer Pleon-Sternit-Steg
PlT	Pleon-Tergit
Pr	Pleopoden-Protopodit
PrAp	Apophyse des Pleopoden-Protopoditen
PtSt	Pleotelson-Sternit
PtT	Pleotelson-Tergit
S	Samenleiter, Vas deferens
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, + Nummer der Isopoden-Sammlung
UEn	Uropoden-Endopodit
UEx	Uropoden-Exopodit
UPr	Uropoden-Protopodit
vApSg	ventrale Apophyse der Segmentgrenze
vEnBs	ventrale Endopoditbasis
WLS	Strukturen des Wasserleitungssystems.

Zahlreiche Abkürzungen werden in den Abbildungen durch *römische Ziffern* ergänzt. Hierbei beziehen sich die Ziffern VI und VII auf die Pereionsegmente VI und VII sowie die Ziffern I–V auf die Pleonsegmente I–V.

3. Ergebnisse

Die aus der Dokumentation von Skelet und Muskulatur des Pleon von *Mesoniscus alpicola* gewonnenen Ergebnisse werden in erster Linie mit den in Erhard (1995a) erzielten Resultaten einer Studie zur Anatomie des Landassel-Pleon verglichen. Zwar existieren wenige andere Angaben zur Pleonmorphologie von Vertretern verschiedener Malacostraca-Gruppen, doch lassen zuweilen die Ungenauigkeit der Beschreibungen oder aber die große phyletische Distanz der Untersuchungsobjekte nur wenig stichhaltige Aussagen zur Homologie einzelner Strukturen zu. Eine Übersicht zu den bisherigen Untersuchungen wird in Erhard (1995a: 2) gegeben.

Die fortlaufende Bezifferung der im Landassel-Pleon vorhandenen Muskeln entspricht der in Erhard (1995a) verwendeten Numerierung. Eine Zusammenstellung über die seriell homologen Pleon-Muskeln der Oniscidea erfolgt ebenfalls in zuvor zitierter Arbeit auf Seite 96.

Die vorliegende Studie beschränkt sich auf die Beschreibung von drei Merkmalskomplexen des Pleon: Skelet und Dorsoventralmuskulatur der Pleonsegmente I–V, Skelet und Muskelsysteme der Pleopoden I–III sowie Aufbau und Bewegungsapparat der Uropoden. Die Untersuchung erfolgte ausschließlich an männlichen Tieren, da sie im Vergleich zu den Weibchen wegen des Besitzes der äußeren Genitalorgane eine größere Merkmalsvielfalt bieten. Im beschreibenden Teil der Arbeit (Kap. 3.) werden nur die stichhaltigen und für die Verwandtschaftsanalyse relevanten Apomorphien durch *Nummern* gekennzeichnet. Merkmale, die sehr konvergenzverdächtig sind, die nicht mit Sicherheit im Grundplan einer Gruppe auftreten oder deren Lesrichtung unklar ist, werden nicht numeriert und bleiben in der abschließenden Diskussion (Kap. 4.) unberücksichtigt. Reduktionsmerkmale sind durch ein „*R*“ markiert. In den graphischen Rekonstruktionen sind cuticuläre Membranen *fett punktiert.*

3.1. Skelet des Pleonrumpfes

3.1.1. Exoskelet (Abb. 1–4)

Das Pleon von *Mesoniscus alpicola* besteht aus fünf gegeneinander beweglichen Segmenten und dem terminalen Pleotelson. An letzterem inserieren die caudad gerichteten, styliformen Uropoden. Die ersten fünf Pleonsegmente tragen jeweils paarige Spaltextremitäten. Der zweigliedrige Pleopoden-Endopodit II des Männchens (En II) ist zu einem langen Gonopoden entwickelt, während der erste Pleopode in ursprünglicher Weise nicht zu einem spezialisierten Kopulationsorgan umgebildet ist.

Die Genitalpapille (Gp; Abb. 3–4) von *Mesoniscus alpicola* ist in ihrer Länge auffallend reduziert, was eine Autapomorphie der Familie Mesoniscidae darstellt (Merkmal 67R) und gleichzeitig eine Konvergenz zum vollständigen Verlust der Genitalpapillen innerhalb der Familie Tylidae verkörpert (Merkmal 3R). Die unpaare *Mesoniscus*-Genitalpapille erscheint ventral völlig einheitlich, dorsal trägt sie jedoch eine Trennungsnaht, was ihre evolutive Entstehung aus ursprünglich paarigen Papillen verdeutlicht. Dieser partiell unterteilte Zustand kann, wie von Erhard (1995a: 97) postuliert, als Rudiment einer morphologischen Vorstufe der vollständig verschmolzenen Genitalpapille der Synocheta und Crinocheta interpretiert werden (Merkmal 2).

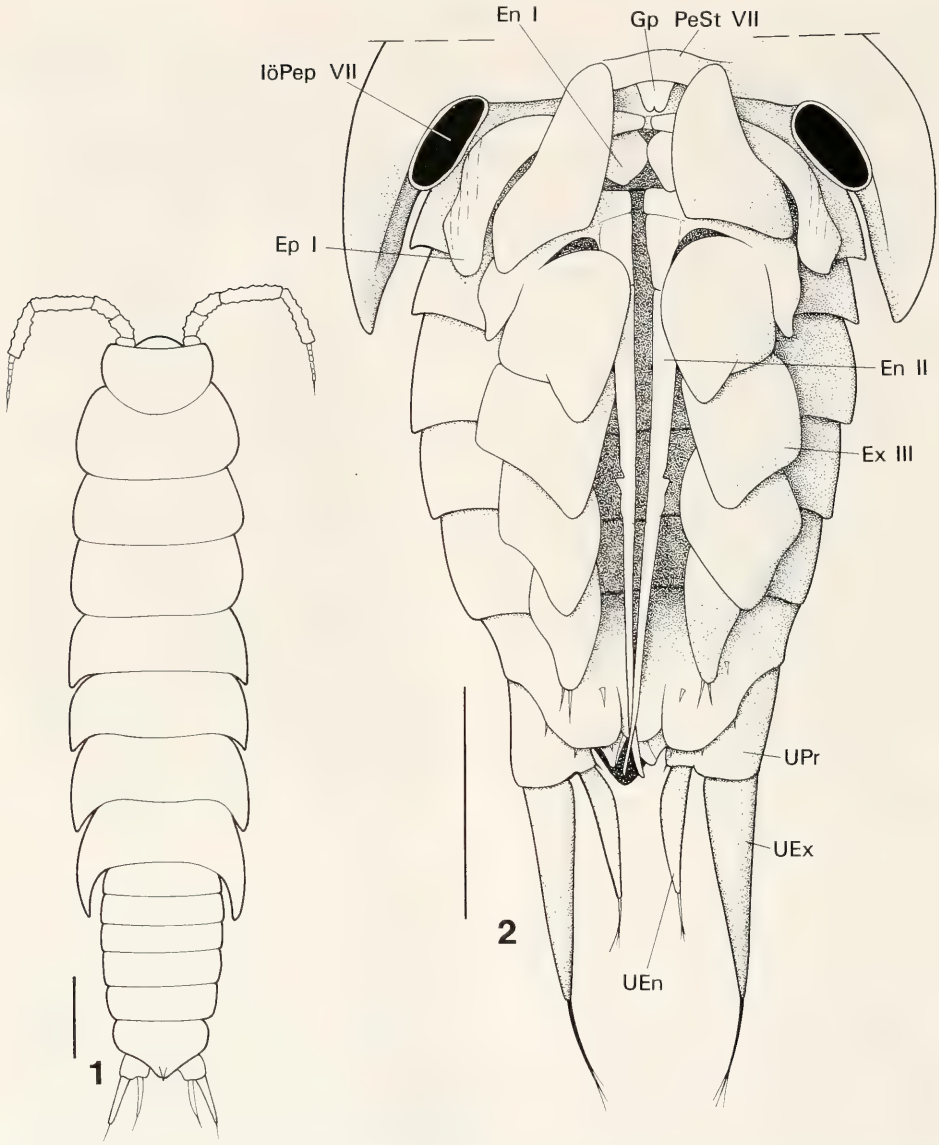


Abb. 1–2. *Mesoniscus alpicola*. – 1. Ansicht von dorsal (nach Gruner & Tabacaru 1963); Maßstab: 1 mm. – 2. ♂, Pleon von ventral, Pleopoden-Exopodite I nach ventrocranial abgebogen; Maßstab: 0,5 mm.

Die Pleon-Sternite III–V tragen keine medianen, zapfenförmigen Sternalprocessus, die jeweils das nächstfolgende Segment außen überragen und als Stabilisatoren des Pleon fungieren könnten. Diese Sternalprocessus sind wahrscheinlich im Grundplan der Oniscidea enthalten (siehe Erhard 1995a: 10). Das Fehlen seitlich abstehender Epimeren verleiht dem Pleon von *Mesoniscus* ein „wurmförmiges" Aussehen, das sich ebenfalls in der Pereion-Konstruktion niederschlägt. Dies steht wahrscheinlich mit der endogäischen Lebensweise der Tiere in Zusammenhang, da

Abb. 3–4. *Mesoniscus alpicola*, ♂, Genitalpapille mit austretender Spermatophore. 3. Ansicht von cranioventral, im Hintergrund Pleopoden-Exopodite I; – 4. Ansicht von caudodorsal.

ein beweglicher wurmförmiger Körper hinsichtlich der Fortbewegung in engen Spalten des Substrates Vorteile erbringt.

3.1.2. Endoskelet (Abb. 5)

Die lateralen Vorderkanten der Pleon-Tergite tragen medioventrad gerichtete Dorsolapophysen (PlDAp), die als Anheftungsorte der Dorsoventralmuskulatur dienen. Die Innenseiten der Dorsalwände aller Pleopoden-Protopodite besitzen lange, stilettförmige Apophysen, die weit in den Pleonrumpf hineinragen (PrAp). Sie fungieren als Insertionsorte der Pleopoden-Levatoren.

Die Caudalkanten der Pereion-Sternite bilden lateral gelegene und nach dorsocaudal weisende Apophysen aus (PeStAp). Ventrale Apophysen treten im Pleon von *Mesoniscus alpicola* nur in den Segmenten I und II auf (vApSg). Diese dorsad gerichteten Skeletelemente stehen über schwache Skleritbrücken mit den Sterniten der jeweils folgenden Pleomeren in Kontakt. Auffallend sind nach mediocranial gerichtete Verbindungen der Apophysen mit den Hinterkanten der Pleopodenbasen I und II. Die Apophysen dienen der Insertion der Pleon-Ventrum-Levatoren Mm 4 und 8 sowie der ventralen Längsmuskulatur.

Bei verschiedenen Vertretern der Ligiidae sowie dem aquatischen Isopoden *Saduria entomon* (Valvifera) treten kräftig sklerotisierte Apophysen an allen ventralen Segmentgrenzen in regelmäßiger Anordnung auf (cf. Erhard 1995a: 10, 14). Im Gegensatz hierzu sind die ventralen Apophysen der Pleon-Segmente I und II der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta zumeist nur wenig sklerotisiert und ragen fingerförmig nach oben. Sie stehen mit dem jeweils nächstfolgenden Segment lediglich über sehr schmale Skleritbrücken in Verbindung und stellen im wesentlichen Bildungen der Pleomeren I und II dar. Läßt man die autapomorphen Verhältnisse im Pleonrumpf der Tylidae außer acht (Erhard 1995a: 12), so könnte der geschilderte Zustand als Synapomorphie der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta interpretiert werden. Bei den dahingehend untersuchten Vertretern der Crinocheta (*Deto, Actaecia, Oniscus*) fehlt zusätzlich die Skleritverbindung der Apophyse des Pleon-Sternits I mit dem Sternit II, wodurch eine flexibel bewegliche Apophyse entsteht, die als Brücke für die ventrale Längsmuskulatur dient (Merkmal 5; Erhard 1995a: 14). Die Annahme, daß auch den Synocheta entsprechende Skleritverbindungen fehlen (Erhard 1995a), kann durch neuerliche Studien nicht mit Sicherheit bestätigt werden. Eine präzise Festlegung des Merkmalszustandes für die Synocheta wird erst nach Vorliegen mikroskopischer Untersuchungsergebnisse möglich sein.

3.2. Muskulatur des Pleonrumpfes (Abb. 6–7)

Dorsoventralmuskulatur

M 1: Pleopoden II-Lokomotor. Zieht den posterioren Pleon-Sternit II-Steg nach craniodorsolateral. Bewirkt zusammen mit seinem Antagonisten M 5 die während der Kopulation von den Pleopoden-Endopoditen II ausgeführten Vor- und Rückbewegungen zum Zwecke des Spermadistaltransportes, indem das gesamte Sternit II durch abwechselnde Kontraktion der Muskeln in Schwingungen versetzt wird (Erhard 1995a: 15, 24). Entspringt an der Dorsalapophyse des Pereion-Tergits VII, verläuft lateral am Darmrohr ventromediad nach caudal und inseriert medial am Pleon-Sternit II, unmittelbar caudal der Pleopodeninsertion II (siehe auch Abb. 12). Seriell homolog zu Mm 4 und 8 sowie zu den von Gruner (1953) beschriebenen „Musculi dorsoventrales recurrentes majores“ des Pereion. Kräftiger als seine vor und hinter ihm liegenden seriellen Homologa.

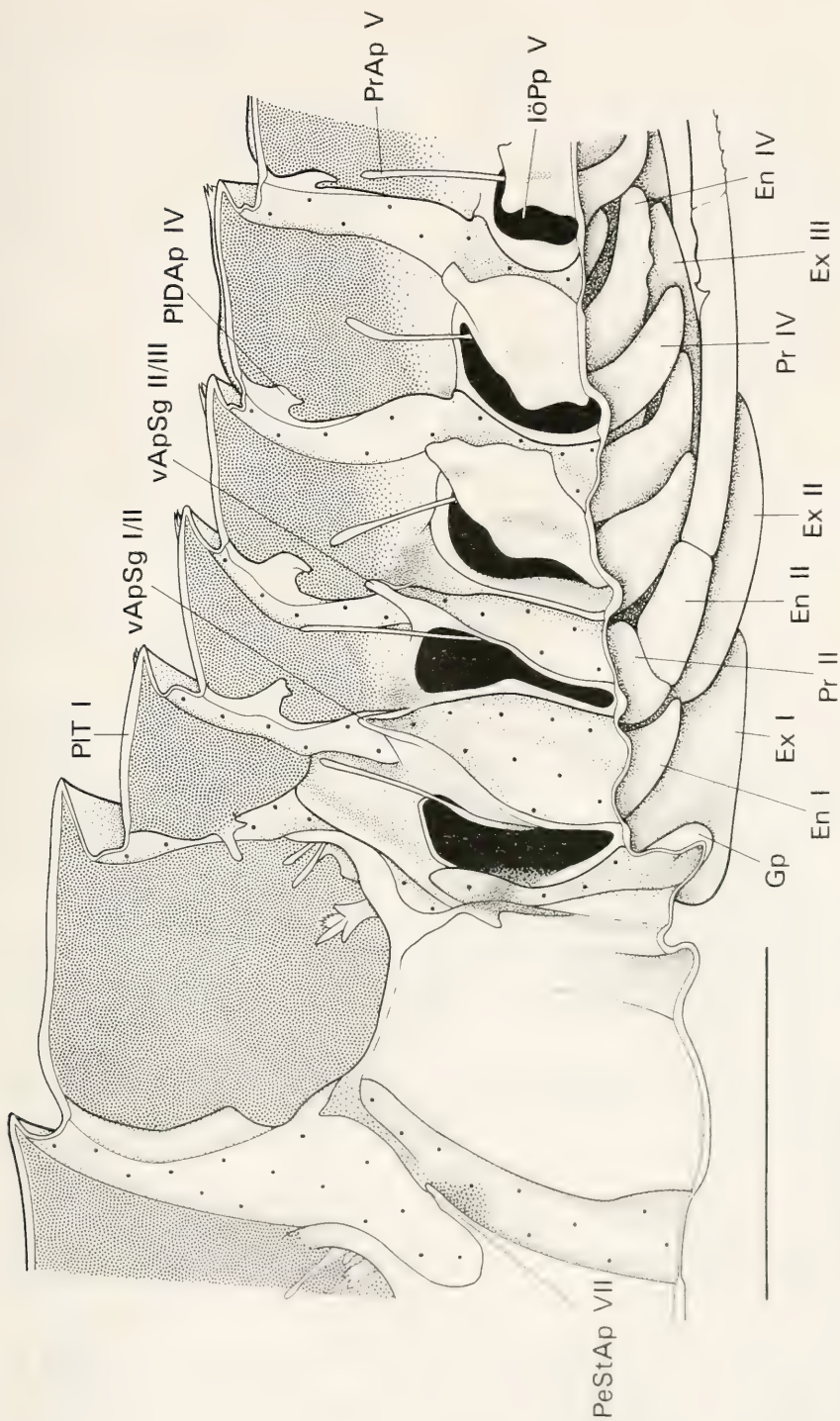


Abb. 5. *Mesoniscus alpicola*, ♂, medianer Sagittalschnitt durch das Skelet der hinteren Pereion- und der vorderen Pleonregion, Ansicht von medial. – Maßstab: 0,5 mm.

M 2: Levator des Protopoditen I und Stabilisator des M 50-Ursprungsklerits. Entspringt in der Mitte der lateralen Region des Pleon-Tergits I und verläuft ventromediad an die Apophyse der Pleopoden-Protopodit I-Dorsalwand (siehe auch Abb. 9). Aus zwei eng aneinanderliegenden Strängen aufgebaut. Seriell homolog zu Mm 6, 9, 11 und 13.

M 3: Zieht den Hinterrand des Pereion-Sternits VI nach dorsocaudal. Gehört dem Funktionskreis der Rumpfbeugemuskulatur an, da durch ihn die Bauchdecke angehoben wird, während die ventrale Längsmuskulatur dieselbe verkürzt (cf. Gruner 1953). Aus zwei getrennten Ästen aufgebaut (M 3a einsträngig, M 3b zweisträngig). Beide Anteile entspringen an der Pleon-Dorsalapophyse I und verlaufen ventrocraniad an die Apophyse des Pereion-Sternit VI-Hinterrandes. Sie schließen zwischen sich den Samenleiter (S) einer Körperseite ein. Seriell homolog zu den von Gruner (1953) beschriebenen zweibündeligen „Musculi dorsoventrales procurrentes" des Pereion.

M 4: Pleon-Flexor. Bewirkt bei Kontraktion eine Anhebung des Pleon-Ventrum, gleichzeitig verspannt der Muskel die ventrale Apophyse der Pleonsegmentgrenze I/II, an welcher die ventrale Längsmuskulatur inseriert. Der kräftige Muskel entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse I, verläuft ventrocaudad und endet an der ventralen Apophyse der Pleon-Segmentgrenze I/II. Eine einheitliche caudale Fortsetzung des M 4 lagert sich dorsal an die ventrale Längsmuskulatur, zieht mediad und endet an der ventralen Segmentgrenze II/III.

M 5: Stabilisiert die Cranialkante des Pleon-Sternits II und funktioniert als Antagonist zu M 1 (siehe Funktion M 1). Der äußerst kräftige, zweibündelige Muskel entspringt weit lateral am cranialen Bereich des Pleon-Tergits II und verläuft ventromediad an die laterale Vorderkante des Pleon-Sternits II (Abb. 12).

M 6: Levator des Protopoditen II. Entspringt in der Mitte der lateralen Region des Pleon-Tergits II und verläuft ventromediad an die Apophyse der Pleopoden-Protopodit II-Dorsalwand. Aus zwei eng aneinanderliegenden Strängen aufgebaut (Abb. 12).

M 7: Nicht vorhanden.

M 8: Bewirkt eine Anhebung des Pleon-Ventrum und verspannt die ventrale Apophyse der Pleonsegmentgrenze II/III. Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse II, verläuft ventrocaudad und endet an der ventralen Apophyse der Segmentgrenze II/III. Eine caudale Fortsetzung konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

M 9: Levator des Pleopoden-Protopoditen III. Der kräftige Muskel entspringt lateral am Pleon-Tergit III-Vorderrand in der Nähe der lateralen Basis der Pleon-Dorsalapophyse III, zieht ventromediad und inseriert an der Apophyse der Pleopoden-Protopodit III-Dorsalwand (Abb. 23). Dreibündelig.

M 10: Nicht vorhanden.

M 11: Levator des Pleopoden-Protopoditen IV. Entspringt lateral am Pleon-Tergit IV-Vorderrand in der Nähe der lateralen Basis der Pleon-Dorsalapophyse III, zieht ventromediad und inseriert an der Apophyse der Pleopoden-Protopodit IV-Dorsalwand. Dreibündelig.

M 12: Nicht vorhanden.

M 13: Levator des Pleopoden-Protopoditen V. Entspringt lateral am Pleon-Tergit V-Vorderrand, zieht ventromediad und inseriert an der Apophyse der Pleopoden-Protopodit V-Dorsalwand. Dreibündelig.

M 14: Nicht vorhanden.

Die Funktion der Muskeln 15–26a besteht in der Stabilisierung der Pleon-Dorsalapophysen und des gesamten pleonalen Tergum. Sie können möglicherweise auch einzelne Tergite gegeneinander bewegen. Vermutlich handelt es sich ursprünglich um dorsale Längsmuskeln.

M 15: Entspringt am Pereion-Tergit VII über eine bindegewebige Sehne und verläuft laterocaudad nach ventral an die Pleon-Dorsalapophyse I.

M 16: Entspringt caudolateral am Pereion-Tergit VII und verläuft ventrad an die Pleon-Dorsalapophyse I. Aus einem medialen und einem lateralen Ast aufgebaut.

M 17: Entspringt weit medial am Pereion-Tergit VII und verläuft ventrolaterad nach caudal an die mediodorsale Basis der Pleon-Dorsalapophyse I.

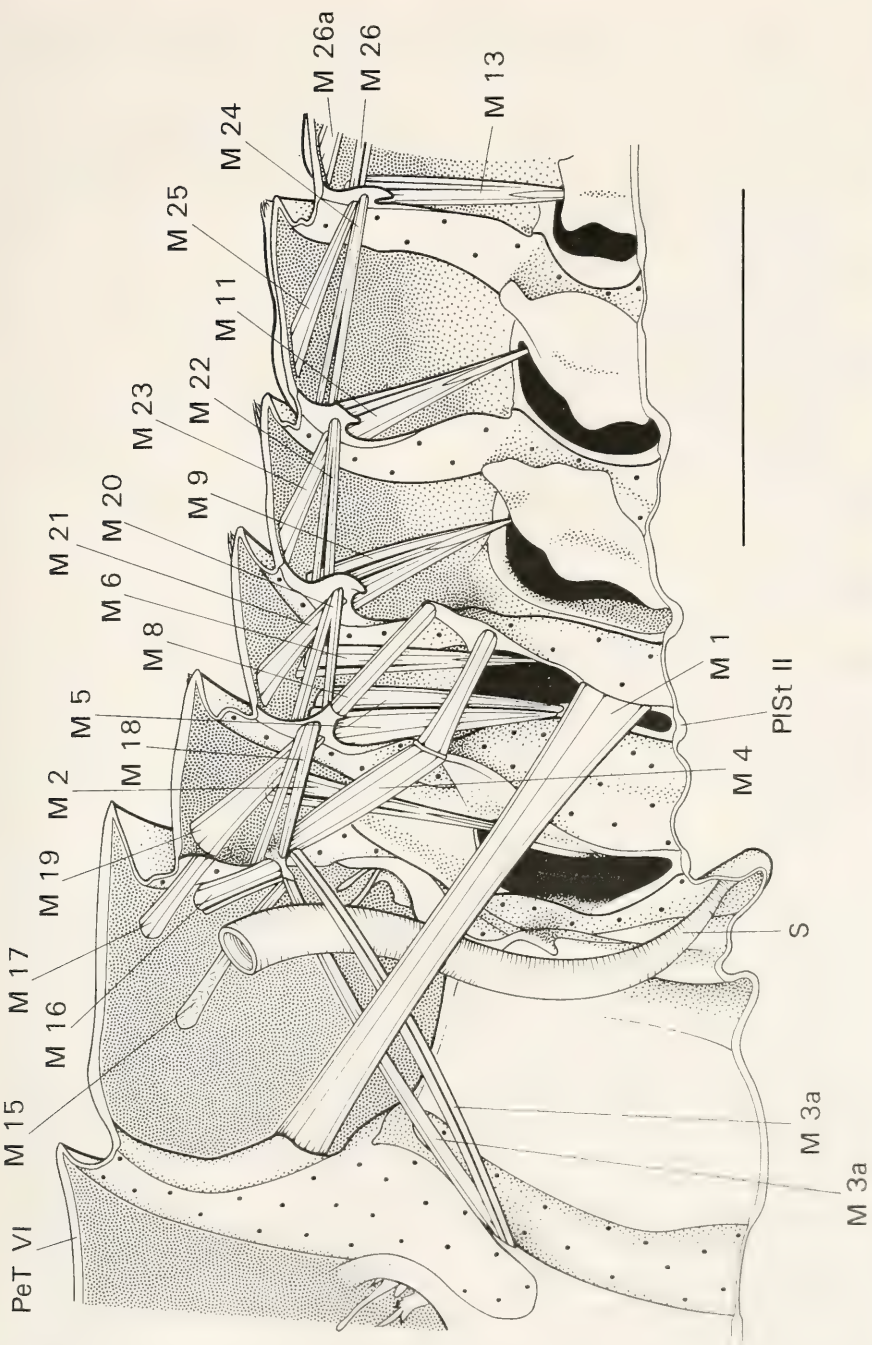


Abb. 6. *Mesoniscus alpicola*, ♂, medianer Sagittalschnitt durch den hinteren Pereion- und den vorderen Pleonrumpf, Ansicht von medial; Dorsoventralmuskulatur eingezeichnet. – Maßstab: 0,5 mm.

M 18: Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse I und verläuft caudad an die Dorsalapophyse II. Aus zwei Strängen aufgebaut, die im Ursprungsbereich deutlich divergieren. Seriell homolog zu Mm 20, 22, 24 und 26.

M 19: Entspringt an der Pleon-Tergit I-Vorderkante, zieht ventrocaudad nach lateral und inseriert an der Pleon-Dorsalapophyse II. Seriell homolog zu Mm 21, 23, 25 und 26a.

M 20: Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse II und verläuft caudad an die Dorsalapophyse III. Aus zwei Strängen aufgebaut, die im Ursprungsbereich deutlich divergieren.

M 21: Entspringt an der Pleon-Tergit II-Vorderkante, zieht ventrocaudad nach lateral und inseriert an der Pleon-Dorsalapophyse III.

M 22: Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse III und verläuft caudad an die Dorsalapophyse IV. Aus zwei eng benachbarten Strängen gebaut.

M 23: Entspringt an der Pleon-Tergit III-Vorderkante, zieht ventrocaudad nach lateral und inseriert an der Pleon-Dorsalapophyse IV.

M 24: Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse IV und verläuft caudad an die Dorsalapophyse V. Aus zwei eng benachbarten Strängen gebaut.

M 25: Entspringt an der Pleon-Tergit IV-Vorderkante, zieht ventrocaudad nach lateral und inseriert an der Pleon-Dorsalapophyse V.

M 26: Entspringt an der Pleon-Dorsalapophyse V und verläuft caudad an die Pleotelson-Dorsalapophyse. Aus zwei eng anliegenden Bündeln gebaut (siehe auch Abb. 32).

M 26a: Entspringt an der Pleon-Tergit V-Vorderkante, zieht ventrocaudad nach lateral und inseriert an der Pleotelson-Dorsalapophyse (Abb. 32).

Flügelmuskeln

Die segmental angeordneten und quer verlaufenden Flügelmuskeln des Pleon Mm 27–31, die das Pericardialseptum verspannen, werden an dieser Stelle nicht detailliert beschrieben und der Übersichtlichkeit wegen auch nicht zeichnerisch dargestellt. Ihre Lage und ihr Verlauf entsprechen bei *Mesoniscus alpicola* den Verhältnissen wie sie bei *Ligia oceanica, Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* dokumentiert sind (Erhard 1995a). Das Herz von *Mesoniscus alpicola* erstreckt sich weit in das Pleomer V hinein, wo es blind geschlossen endet.

Vergleich mit anderen Oniscidea-Arten

Der Dorsoventralmuskel M 1 von *Mesoniscus alpicola* dient nicht wie bei *Ligia oceanica* und generell im Oniscidea-Grundplan (Erhard 1995a: 29) als Pleon-Flexor, der entsprechend seinen seriellen Homologa an den sternalen Segmentgrenzen inseriert und in das ventrale Längsmuskelsystem übergeht. Er ist hingegen aus dem Verband der Rumpf-Flexoren herausgelöst und funktioniert vielmehr als extrinsischer Gonopoden-Lokomotor, der ohne vorherige Anheftung am Hinterrand der Pleopoden II-Insertion endet (Abb. 7). Dieser apomorphe Zustand des Muskels stimmt überein mit den Verhältnissen bei männlichen Vertretern der Crinocheta (cf. Erhard 1995a: 25). Manuelle Präparationen an *Hyloniscus riparius* (Synocheta) erbrachten das Resultat, daß eine entsprechend abgeleitete Situation des M 1 auch bei dieser Art und sehr wahrscheinlich auch im Grundplan der Synocheta vorliegt (eine genaue Dokumentation erfolgt an anderer Stelle).

Der im Laufe der Stammesgeschichte der Oniscidea erfolgte Funktionswechsel des M 1 steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Evolution von linear gebauten Pleopoden-Endopoditen II bei männlichen Stammgruppenvertretern der ‚Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta' (cf. Erhard 1995a: 25, 55). Aufgrund der geradlinigen Anordnung beider Pleopoden II-Endopodit-Glieder war eine Vor- und Rückbewegung der Endopodite II aufgrund der Tätigkeit der intrinsischen Extremitätenmuskeln Mm 60 und 61 (siehe Kap. 3.3.2.) im Gegensatz zu den ursprüngli-

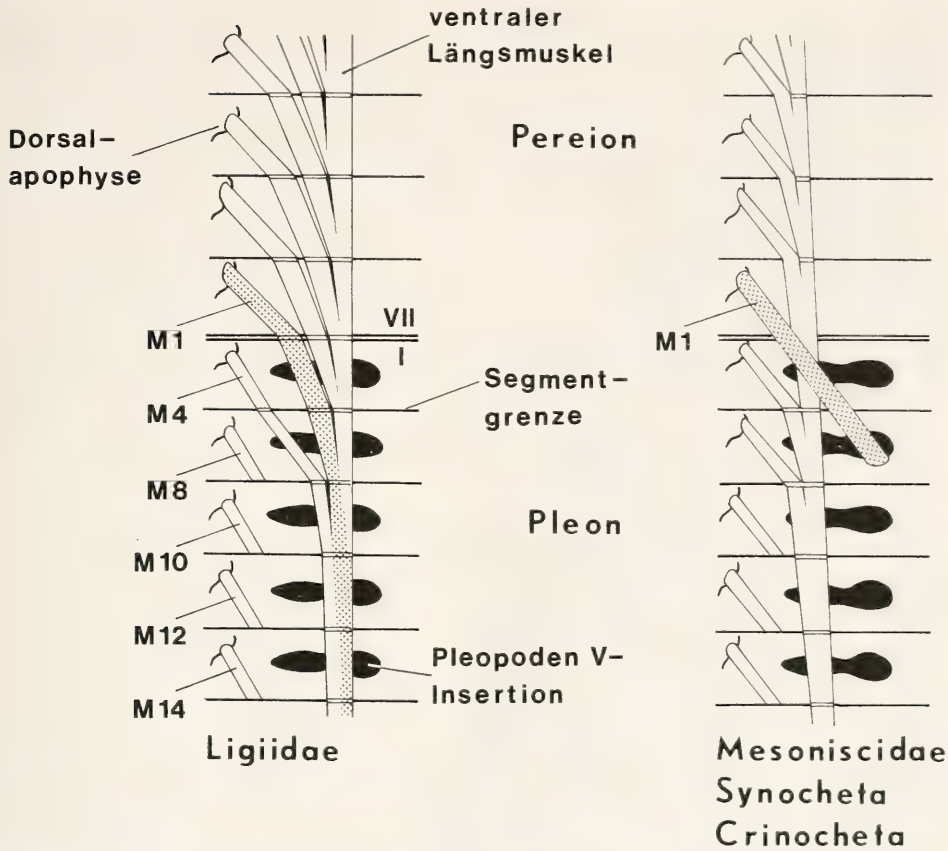


Abb. 7. Schematische Darstellung des Verlaufs der pleonalen Dorsoventralmuskeln Mm 1, 4, 8, 10, 12, 14 und ihrer seriellen Homologa der hinteren Pereion-Region der Oniscidea; Blick von dorsal auf die linke Körperseite, Dorsalapophysen und Rumpfsternite in eine Ebene projiziert. – *Links*: Oniscidea-Grundplan (Ligiidae); *rechts*: Abgeleiteter Zustand bei den Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta.

chen Verhältnissen bei den Ligiidae und Tylidae mit ihren abgewinkelten Endopoditen II nicht mehr möglich (Abb. 15). Die genannte Vor- und Rückbewegung der Gonopoden zum Zwecke eines Distaltransportes einer Spermatophore wird bei den Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta nun durch die Tätigkeit des extrinsischen Rumpfmuskels M 1 und seines Antagonisten M 5 erreicht, welche die gesamte Basis des zweiten Pleopoden in die erforderliche Schwingungsbewegung versetzen (Erhard 1995a: 55). Der abgeleitete Zustand des Muskels M 1 bei den Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta wird hier als Synapomorphie dieser drei Gruppen verstanden (Merkmal 7; Kap. 4.). Auch die Tylidae zeigen einen abgeleiteten Zustand des M 1, der jedoch mit jenem der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta nicht übereinstimmt. Er läßt sich hingegen einfach von der Grundplan-Situation des M 1 ableiten (Erhard 1995a: 25).

Der Pleopoden-Promotor M 5 von *Ligia oceanica* ist verhältnismäßig schwach entwickelt und besteht nur im Insertionsbereich aus zwei eng benachbarten Bün-

deln, ansonsten erscheint er einästig. Ein homologer Muskel fehlt *Tylos latreillei* (Erhard 1995a). Hingegen ist der M 5 von *Mesoniscus alpicola, Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* mächtig entwickelt und besteht auf seiner gesamten Länge aus zwei deutlich getrennten Bündeln. Letzterer Zustand unterstreicht die Bedeutung des Muskels als Beweger der männlichen Pleopoden-Endopoditen II nach der evolutiven Entstehung geradlinig gebauter Gonopoden bei den Vorfahren der ‚Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta'.

Die vollständige Reduktion der seriell homologen Muskeln Mm 10, 12 und 14 sowie des Pereion-Ventrum-Levators M 7 repräsentieren apomorphe Merkmale von *Mesoniscus alpicola*, die bislang bei keiner anderen untersuchten Landassel-Art festgestellt wurden. Es bleibt jedoch offen, ob diese Merkmale auch im Grundplan der Mesoniscidae vorliegen, da *Mesoniscus graniger* nicht untersucht werden konnte. Der Pereion-Ventrum-Levator M 3 besteht bei *Mesoniscus alpicola* wie im Oniscidea-Grundplan aus zwei Ästen, die zwischen sich den Samenleiter einer Seite einschließen. Der mediale Ast fehlt allen dahingehend untersuchten Crinocheta-Arten (Merkmal 12R, siehe Erhard 1995a: 27).

Die Pleopoden-Protopodit-Levatoren Mm 9, 11 und 13 entspringen bei *Mesoniscus alpicola, Tylos latreillei* sowie den Crinocheten *Deto marina, Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* in abgeleiteter Weise cranial im Bereich der Pleon-Dorsalapophysen III-V. Möglicherweise handelt es sich hierbei um eine Apomorphie einer Gruppe, welcher die Tylidae, Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta angehören (Merkmal 14; Kap. 4.). Eine Überprüfung des Merkmalszustandes bei Vertretern der Synocheta steht allerdings noch aus. Mm 9, 11 und 13 entspringen bei *Ligia oceanica, Glyptonotus antarcticus* (Tait 1917), *Saduria entomon* (Valvifera) und *Anilocra frontalis* (Cymothoida) in ursprünglicher Weise caudal an entsprechenden Pleon-Tergiten (Erhard 1995a: 27). Die seriellen Homologa der beiden cranialen Pleonsegmente Mm 2 und 6 entspringen bei *Mesoniscus alpicola* hingegen wie bei *Ligia* und *Tylos* caudal an den Pleon-Tergiten I und II. Entsprechende Muskeln der untersuchten Crinocheta-Arten finden ihren Ursprung an den Vorderkanten der Tergite und weisen dadurch einen apomorphen Merkmalszustand auf (Merkmal 15; siehe Erhard 1995a).

Alle Pleopoden-Protopodit-Levatoren Mm 2, 6, 9, 11 und 13 sind bei *Ligia oceanica* aus drei eng benachbarten Muskelsträngen gebaut, ebenso die drei caudalen Mm 9, 11 und 13 von *Mesoniscus alpicola* und *Actaecia bipleura*. Die vorderen beiden Muskeln Mm 2 und 6 der letzteren beiden Arten bestehen wie alle Protopodit-Levatoren von *Oniscus asellus* aus zwei Bündeln. Jene von *Tylos latreillei* sind einästig gebaut. Die Lesrichtung dieser Merkmalstransformation kann vorerst nicht exakt bestimmt werden.

Die Dokumentation der Pleonrumpfmuskeln Mm 18–26a von *Mesoniscus alpicola* erbrachte neue Erkenntnisse zur Problematik der Homologisierung dieser Muskeln bei den dahingehend untersuchten Landassel-Arten. Die räumliche Anordnung dieses im dorsalen Pleonrumpf gelegenen Muskelsystems von *Mesoniscus alpicola* stimmt in auffälliger Weise mit jenem von *Ligia oceanica* überein (cf. Erhard 1995a: Abb. 19). Der einzige Unterschied betrifft die Zweibündeligkeit der Mm 18, 20, 22, 24 und 26 von *Mesoniscus alpicola*, während die homologen Muskelstränge von *Ligia oceanica* einästig sind. Auch bei *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* bestehen entsprechende Muskeln jeweils aus zwei Bündeln (vergleiche Erhard 1995a: Abb. 17, 18, 22, 23). Außerdem sind die bei letzteren beiden Arten als Mm 19, 21 und 23 beschriebenen Muskeln deutlich nach cranial gerichtet. Aufgrund dieser Unter-

suchungsergebnisse wurden in ERHARD (1995a: 28) die jeweils paarigen, nach caudal weisenden Muskeln von *Ligia oceanica* als Homologa der zweibündeligen Mm 18, 20, 22, 24 und 26 von *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* aufgefaßt und ein Fehlen der dorsalen Muskeln Mm 19, 21, 23, 25 und 26a als Apomorphie von *Ligia oceanica* postuliert (Merkmal 20R, ERHARD 1995a). – Die anatomischen Verhältnisse bei *Mesoniscus alpicola* lassen nun aber eine umgekehrte Lesrichtung der unterschiedlichen Merkmalsausprägungen plausibel erscheinen: *Ligia oceanica* zeigt sehr wahrscheinlich eine plesiomorphe Merkmalsausprägung relativ zum Landassel-Grundplan. Die ventralen Komponenten der in ERHARD (1995a: 20) als Mm 18, 20, 22, 24 und 26 benannten Muskeln von *Ligia oceanica* sind homolog zu den zweisträngigen Muskeln Mm 18, 20, 22, 24 und 26 von *Mesoniscus alpicola*, *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus*. Die dorsalen Anteile von *Ligia oceanica* werden nun, da entsprechende Muskeln auch bei *Mesoniscus* nach caudal gerichtet sind, als Homologa der Mm 19, 21, 23, 25 und 26a von *Mesoniscus alpicola*, *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* verstanden (Mm 25 und 26a sind bei letzteren beiden Arten reduziert). Daß die Mm 18, 20, 22, 24 und 26 im Grundplan der Landasseln als einästige Stränge vorliegen, wird durch eine entsprechende Merkmalsausprägung bei den Tylidae (ERHARD 1995a: 22), die nach vorliegenden Erkenntnissen ebenfalls eine basale Stellung innerhalb der terrestrischen Isopoden einnehmen (siehe Kap. 4.), untermauert. Folgerichtig kann eine zweibündelige Ausprägung der Mm 18, 20, 22, 24 und 26 als apomorpher Zustand der Mesoniscidae und Crinocheta verstanden werden (Merkmal 68). Eine anatomische Pleonbeschreibung einer Synocheta-Art liegt noch nicht vor, doch erscheint es aufgrund der hier vertretenen Annahme einer nahen Verwandtschaft der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta (vergleiche Merkmale 2b, 7, 34, 35, 54; Kap. 4.) nicht unwahrscheinlich, daß auch die Synocheta eine entsprechend abgeleitete Situation aufweisen. Auch muß der nach cranial weisende Verlauf der Mm 19, 21, 23 und 25 von *Tylos latreillei* und der Crinocheta (siehe ERHARD 1995a: Abb. 17, 18, 20, 22, 23) als Konvergenz beider Taxa aufgefaßt werden, das Vorliegen dieser Ausprägung im Grundplan der Tylidae ist gegenwärtig jedoch nicht abgesichert (Merkmal 78). Entsprechende Muskeln von *Mesoniscus alpicola* sind wie bei *Ligia oceanica* nach caudal gerichtet. – Das in ERHARD (1995a: 98, 103) als Apomorphie von *Ligia oceanica* postulierte Merkmal 20R („Mm 19, 21, 23 vollständig reduziert") wird im Sinne oben dargelegter Argumentation hinfällig, entsprechende Muskeln sind bei *Ligia* durchaus vorhanden. Die Interpretation des in derselben Arbeit (S. 98, 103) vorgeschlagenen Merkmales 21R („vollständige Reduktion des M 25") als mögliche Synapomorphie der Ligiidae, Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta wird ebenfalls entkräftet, da *Ligia* einen M 25 und sogar den seriell homologen Muskel des Pleomers V, M 26a, besitzt. Da den Crinocheta-Arten *Deto marina, Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* die Muskeln 25 und 26a fehlen, ist anzunehmen, daß diese Ausprägung auch im Grundplan der Crinocheta vorliegt. Das Fehlen des M 26a bei *Tylos latreillei* (siehe ERHARD 1995a: Abb. 103) wird als Konvergenz der genannten Art und der Crinocheta interpretiert (neu definiertes Merkmal 21R).

3.3. Pleopoden

3.3.1. Pleopoden I (Abb. 8–9)

Der anteriore Pleon-Sternit I-Steg (PlStant I) von *Mesoniscus alpicola* ist mit der Protopodit I-Ventralwand verschmolzen, weshalb eine ventrale Membran zwischen

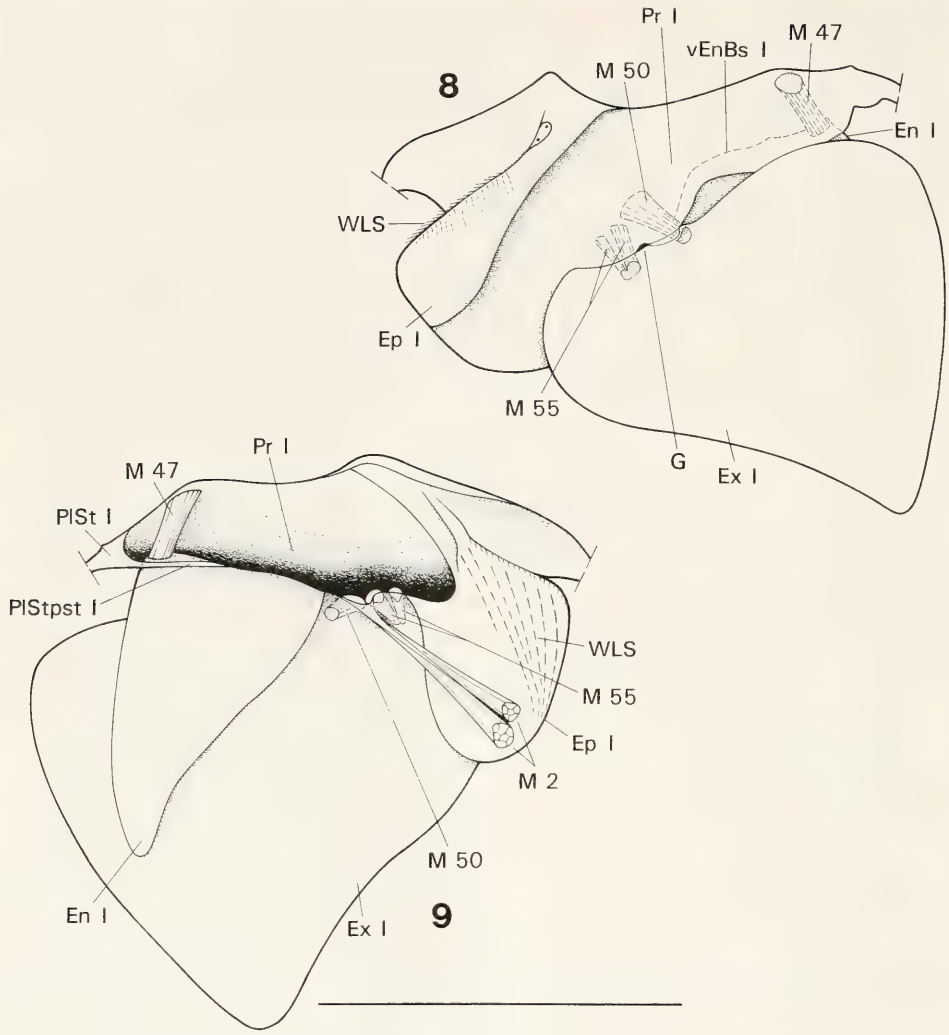


Abb. 8–9. *Mesoniscus alpicola*, ♂, rechter Pleopode I. – 8. Ansicht von ventral; – 9. Ansicht von dorsal. – Maßstab: 0,5 mm.

beiden Strukturen fehlt. Die Protopodit-Dorsalwand trägt wie im Oniscidea-Grundplan eine stilettartige Apophyse als Insertionsort des M 2 (PrAp I) und ist lateral als Membran entwickelt, medial erscheint sie stark reduziert. In dieser Region existiert lediglich ein schmaler Sklerit-Steg (PlStpst I), der ein Verschmelzungsprodukt aus dem posterioren Anteil des Sternits I und der Protopodit I-Dorsalwand darstellt. An ihm gelenkt das kräftige und großflächige dorsale Endopodit-Sklerit, die Ventralwand des Innenastes ist mit Ausnahme einer kurzen proximalen Region membranös. Der histologische Bau des blattförmigen Endopoditen (En I) ähnelt jenem des Exopoditen und unterscheidet sich wie bei *Ligia oceanica* (siehe Erhard 1995a: 36) strukturell wesentlich von dem viel dickeren osmoregulatorisch beziehungsweise respiratorisch tätigen Gewebe der Pleopoden-Endopodite III–V. Wahr-

scheinlich handelt es sich hierbei um eine plesiomorphe Ausprägung relativ zum Oniscidea-Grundplan.

Der Exopodit I (Ex I) ist in ursprünglicher Weise dorsal kräftig sklerotisiert, seine Ventralwand erscheint membranös. Er gelenkt mit dem Protopodit I (Pr I) über einen ventral gelegenen Fixpunkt, über den er nach mediodorsal gedreht werden kann.

Der deutlich entwickelte Pleopoden-Epipodit I (Ep I) trägt auf seiner Dorsalseite und der proximalen Außenkante eine Reihe symmetrisch angeordneter Borsten und Schuppen, die dem Wasserleitungssystem (WLS) angehören.

Die Muskulatur

M 47: Bewegt den Endopodit I nach medioventral? Entspringt medial an der Protopodit-Ventralwand und verläuft nach distal an ein Sklerit der medioventralen Endopoditbasis (vEnBs I).

Mm 48–49: Nicht vorhanden.

M 50: Schwenkt den Exopodit nach mediodorsal. Entspringt basal an der M 2-Apophyse der Protopodit-Dorsalwand und verläuft mediodistad an die mediale Exopoditbasis.

Mm 51–54: Nicht vorhanden.

M 55: Zieht den Exopodit nach lateroventral. Entspringt basal an der M 2-Apophyse der Protopodit-Dorsalwand, verläuft distad und endet an der ventralen Exopoditbasis. Zweibündelig.

Mm 56–57: Nicht vorhanden.

Vergleich mit anderen Oniscidea-Arten

Übereinstimmend mit den Verhältnissen bei den Ligiidae, Tylidae und Synocheta verfügen die Mesoniscidae in ursprünglicher Weise über deutlich entwickelte Pleopoden-Epipodite I, die borstenartige Strukturen des Wasserleitungssystems tragen (Merkmal 27R, siehe Erhard 1995a: 42). Wie im Oniscidea-Grundplan besitzen die männlichen Tiere der Familie Mesoniscidae einen blattförmigen Endopodit I, der nicht als spezifisches Kopulationsorgan entwickelt ist und dem deshalb der bei den Crinocheta vorhandene Endopodit-Muskel M 49 fehlt (Merkmale 23, 26, siehe Erhard 1995a: 42).

Der Endopodit I wird bei den männlichen Crinocheten *Deto, Scyphax, Actaecia, Oniscus* und *Porcellio*, den Synocheten *Trichoniscus, Cordioniscus* (cf. Vandel 1952, Fig. 1A: „m. fl. end." und Fig. 6: „m. end."), *Alpioniscus* und *Titanethes* sowie bei *Mesoniscus* mit Hilfe des M 47 nach ventral bewegt. Dieser Muskelstrang, der medial im Protopodit an die ventrale Endopoditbasis zieht, konnte, zumindest in dieser spezifischen Ausprägung, innerhalb der Gattungen *Ligia* und *Ligidium* nicht festgestellt werden. Bei allen Tylidae ist der Pleopoden-Endopodit I und dessen Bewegungsmuskulatur vollständig reduziert. Die aquatischen Isopoden *Saduria entomon* (Valvifera) und *Anilocra frontalis* (Cymothoida) besitzen hingegen einen medialen Beweger des Endopoditen I, was für ein Vorhandensein des M 47 als plesiomorphes Merkmal im Grundplan der Landasseln spricht. Dies steht in Einklang mit den Grundplanverhältnissen der Pleopoden III–V sowie der Uropoden der Oniscidea, wo jeweils ein Endopodit-Muskel auftritt. Diese Befunde entkräften deshalb das bei Erhard (1995a: 98) postulierte Merkmal 25, welches das Vorkommen des M 47 bei den Synocheta und Crinocheta als Apomorphie beider Gruppen ausweist. Die Leserichtung der Merkmalspaarung muß folglich umgekehrt und das Fehlen eines M 47 als mögliche abgeleitete Situation der Ligiidae interpretiert werden (Merkmal 25R). Damit zusammenhängend könnten die über nahezu die gesamte Breite des Protopoditen I ausgedehnte Insertion des Endopoditen I sowie die aus zahlreichen Einzel-

strängen aufgebaute Muskulatur im Protopoditen I der Ligiidae ebenfalls einen autapomorphen Zustand der Familie charakterisieren (Erhard 1995a: Abb. 32–34).

Apomorphe Merkmale der Familie Mesoniscidae repräsentieren die Verschmelzung des anterioren Pleon-Sternit I-Steges mit der Protopodit I-Ventralwand, das Fehlen des Protopodit-Depressors M 48 und die dadurch verursachte Unbeweglichkeit des Extremitätenstammes (Merkmal 69). M 48 ist bei den Ligiidae, Tylidae, Synocheta und Crinocheta vorhanden (Erhard 1995a: 42).

Mesoniscus alpicola und *Mesoniscus graniger* fehlen der für *Oniscus asellus* beschriebene M 51 und die für *Ligia oceanica* dokumentierten Muskeln Mm 52–54 und 56–57 (siehe Erhard 1995a: 35, 37). Die Lesrichtungen dieser Merkmalstransformationen sind bisher nicht geklärt.

3.3.2. Pleopoden II (Abb. 10–20)

Der Protopodit steht über einen medialen und einen anterior-lateralen Gelenkpunkt mit dem Pleon-Sternit II in Verbindung. Ventral ist zwischen dem anterioren Sternit-Steg (PlStant II) und dem Protopodit-Sklerit (Pr II) eine breite Membran entwickelt. Eine stilettartige Apophyse der Protopodit-Dorsalwand sowie ein mächtig entwickelter Epipodit sind vorhanden.

Der Protopodit steht mit dem Exopodit über eine monokondyle Gelenkung mit ventralem Fixpunkt in Verbindung. Der Endopodit besteht aus zwei Gliedern, die hintereinander angeordnet sind. Das Basalglied (EnBg) inseriert über eine monokondyle medioventrale Gelenkung an der mediodistalen Region des Protopoditen. Zwischen dem basalen und distalen Endopodit-Glied (EnDg) befindet sich ein medial gelegener Artikulationspunkt. Das Distalglied trägt an seiner Lateralseite eine Einkerbung und ein nach dorsolateral abstehendes gezähntes Läppchen (Lp). Distal hiervon besteht eine partielle Unterteilung des Distalgliedes. Der distal dieser Einschnürung gelegene Abschnitt besitzt medial an seiner Ventralseite zahlreiche nach distal weisende Dörnchen und endet mit einer kurzen Dörnchenreihe an seiner Lateralkante.

Die Muskulatur

M 58: Depressor des Protopoditen. Entspringt medial am anterioren Pleon-Sternit II-Steg, verläuft laterodistad und inseriert am ventralen Protopodit-Sklerit.

M 59: Depressor des Protopoditen. Entspringt am anterioren Pleon-Sternit II-Steg, verläuft laterodistad und inseriert am ventralen Protopodit-Sklerit. Schwächer entwickelt als M 58.

M 60: Nicht vorhanden.

M 61: Bewegt den Endopodit nach lateral? Entspringt medioproximal am Protopodit, verläuft distad und endet dorsomedial an der Basis des ersten Endopodit-Gliedes.

M 62: Nicht vorhanden. Der Muskel ist jedoch bei den männlichen Tieren von *Mesoniscus graniger* deutlich entwickelt (Abb. 13): Er bewegt das Endopodit-Distalglied nach lateral. Entspringt an der dorsalen Basis des Endopodit-Basalgliedes, verläuft nach distal und inseriert an einer lateral gelegenen Apophyse der Basis des Endopodit-Distalgliedes.

M 63: Zieht den Exopodit nach medial. Entspringt an der Protopodit-Dorsalwand, verläuft distad und endet an der mediodorsalen Exopoditbasis. Einbündelig.

M 64: Nicht vorhanden.

M 65: Zieht den Exopodit nach lateral. Entspringt basal an der Protopodit-Dorsalwand, verläuft distad und endet an der ventralen Exopoditbasis. Zweibündelig.

M 66: Nicht vorhanden.

M 67: Funktion siehe M 65. Entspringt distal an der Protopodit- beziehungsweise Epipodit-Dorsalwand, verläuft mediodistad und endet an der ventralen Exopoditbasis.

Mm 68–70: Nicht vorhanden.

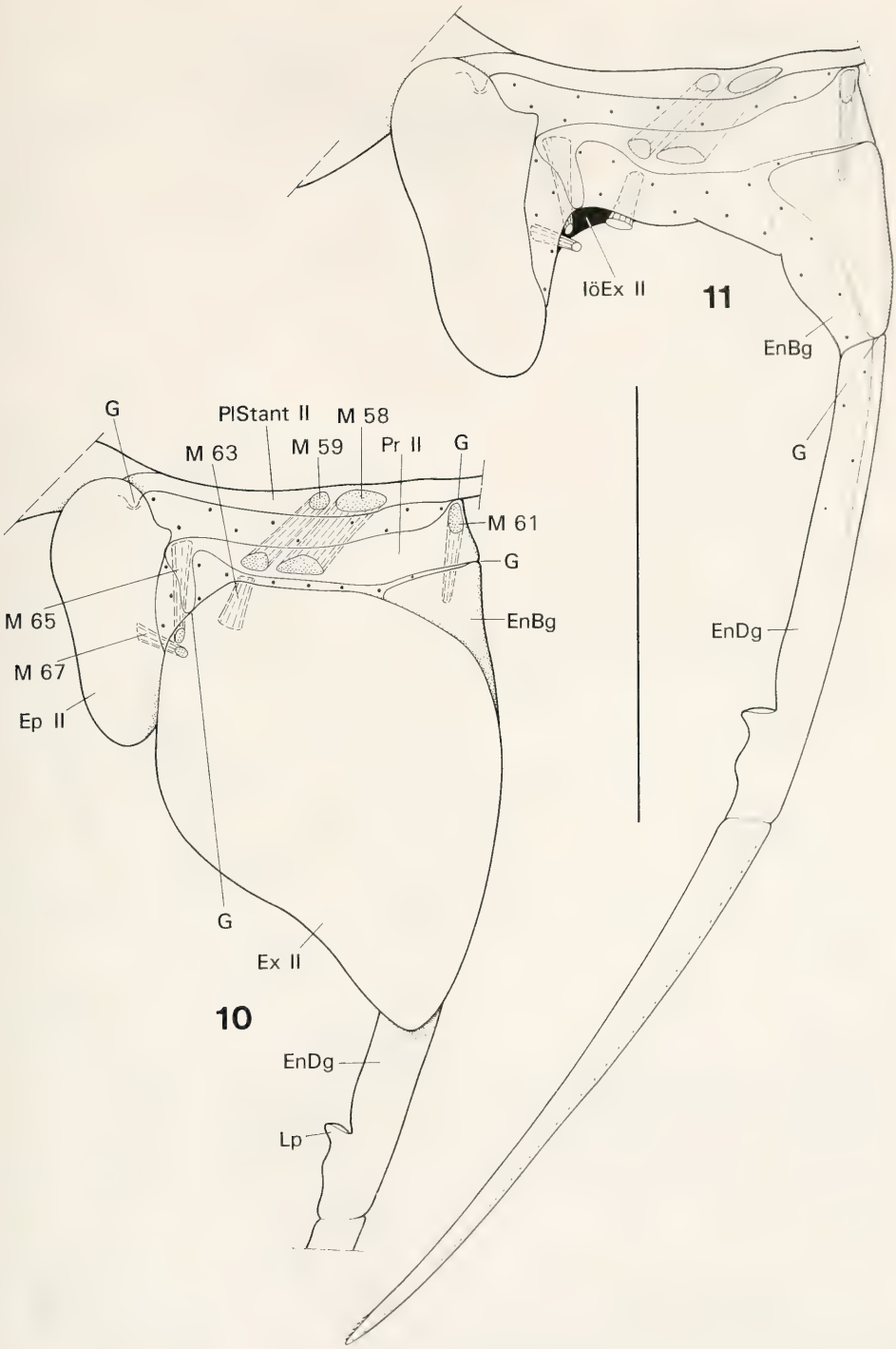


Abb. 10–11. *Mesoniscus alpicola*, ♂, rechter Pleopode II. – 10. Ansicht von ventral; – 11. Ansicht von ventrolateral, Exopodit entfernt. – Maßstab: 0,5 mm.

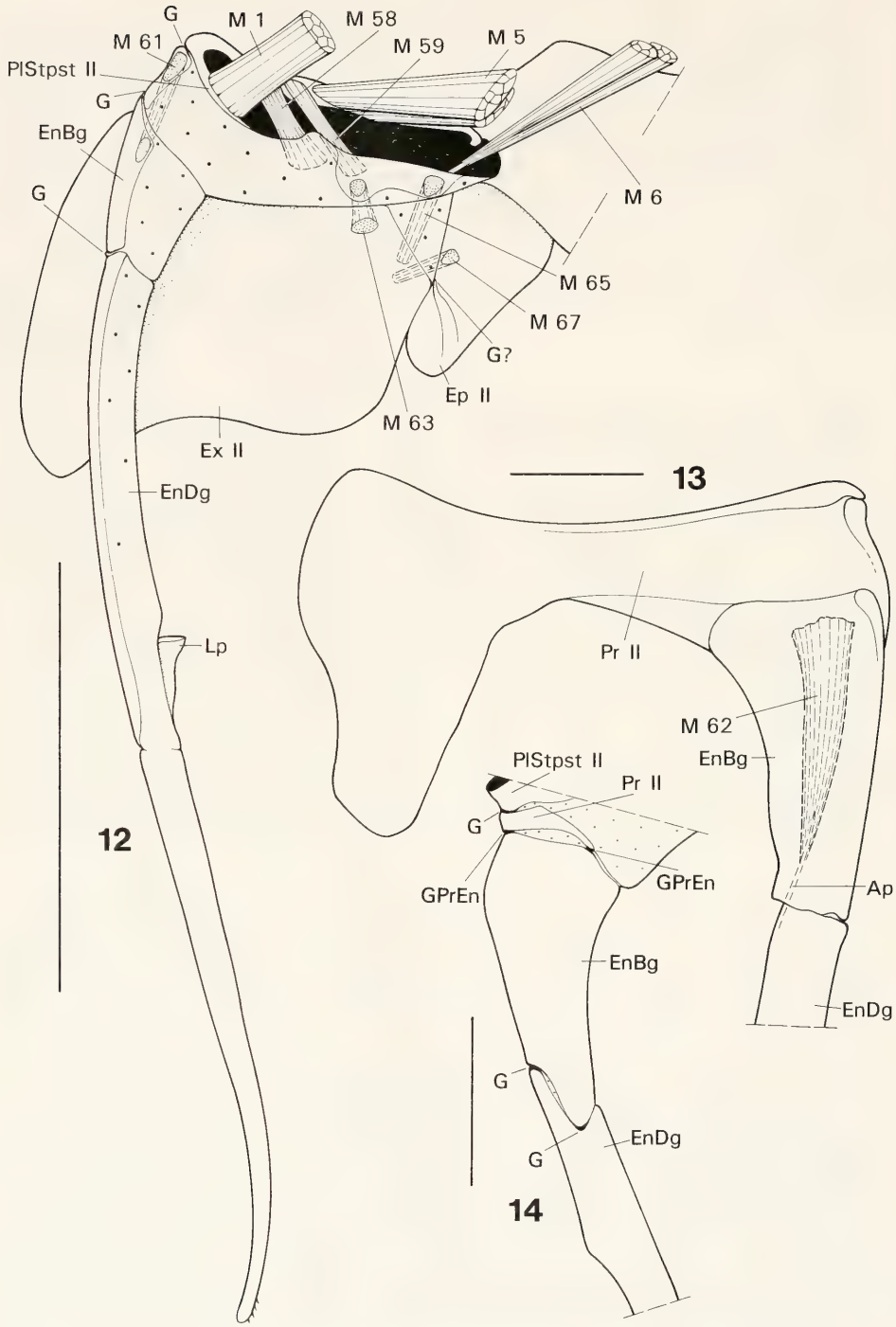


Abb. 12. *Mesoniscus alpicola*, ♂, rechter Pleopode II von dorsal. – Maßstab: 0,5 mm.
Abb. 13. *Mesoniscus graniger*, ♂, rechter Pleopode II von ventral, Exopodit entfernt, M 62 eingezeichnet. – Maßstab: 0,1 mm.
Abb. 14. *Titanethes albus*, ♂, rechter Pleopoden-Endopodit II von mediodorsal. – Maß-

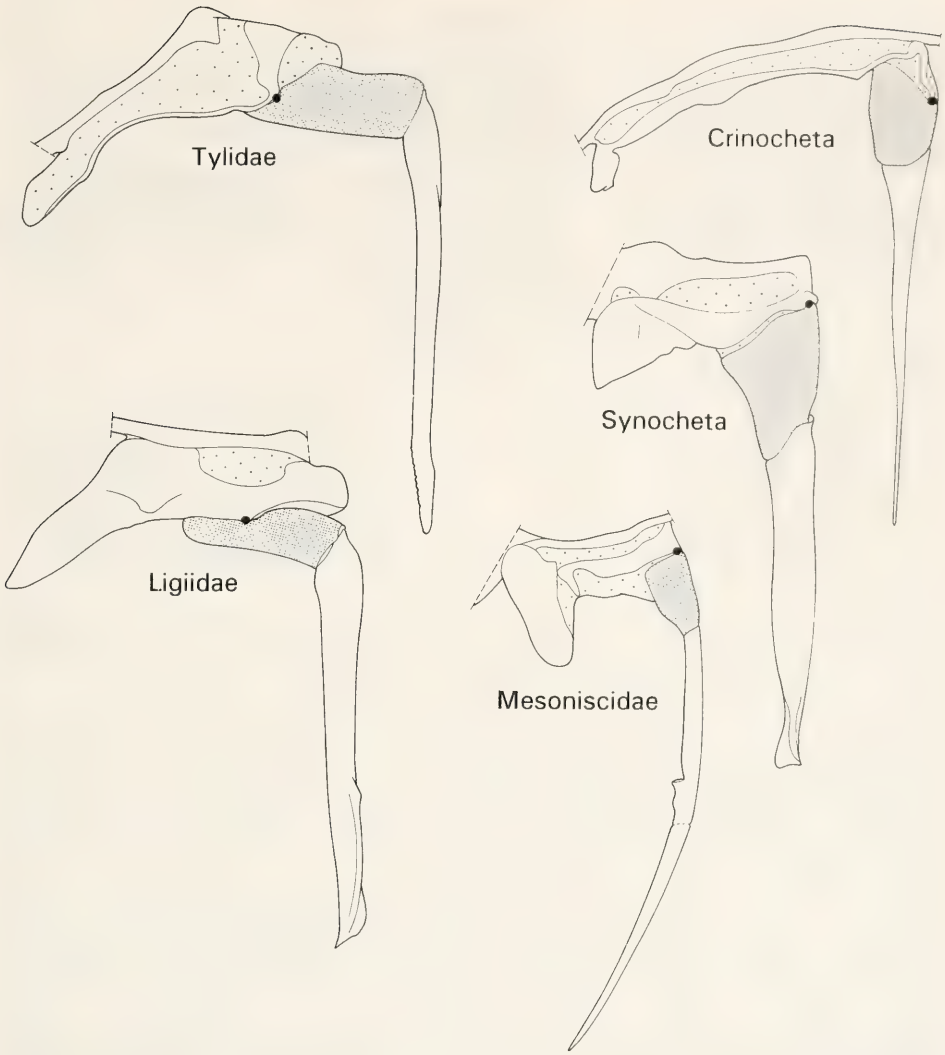


Abb. 15. Vergleich der plesiomorph gebauten männlichen Pleopoden II der Ligiidae (*Ligia oceanica*) und Tylidae (*Tylos latreillei*) mit den apomorph konstruierten Pleopoden II der Mesoniscidae (*Mesoniscus alpicola*), Synocheta (*Hyloniscus riparius*) und Crinocheta (*Actaecia bipleura*). – Ansichten von ventral; Exopodite unberücksichtigt, Gelenkungen zwischen Protopoditen und Endopoditen *fett*, Endopodit-Basalglieder *dunkel*.

Vergleich mit anderen Oniscidea-Arten

Die lineare Anordnung von erstem und zweitem Endopodit-Glied, die äußerst medial gelegene Insertion des Endopoditen II und der nach medial verlagerte ventrale Artikulationspunkt der primär dikondylen Gelenkung zwischen Endopodit und Protopodit der Männchen verkörpert eine Synapomorphie der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta (Merkmale 34 und 35; Abb. 15). Der abgewinkelte Go-

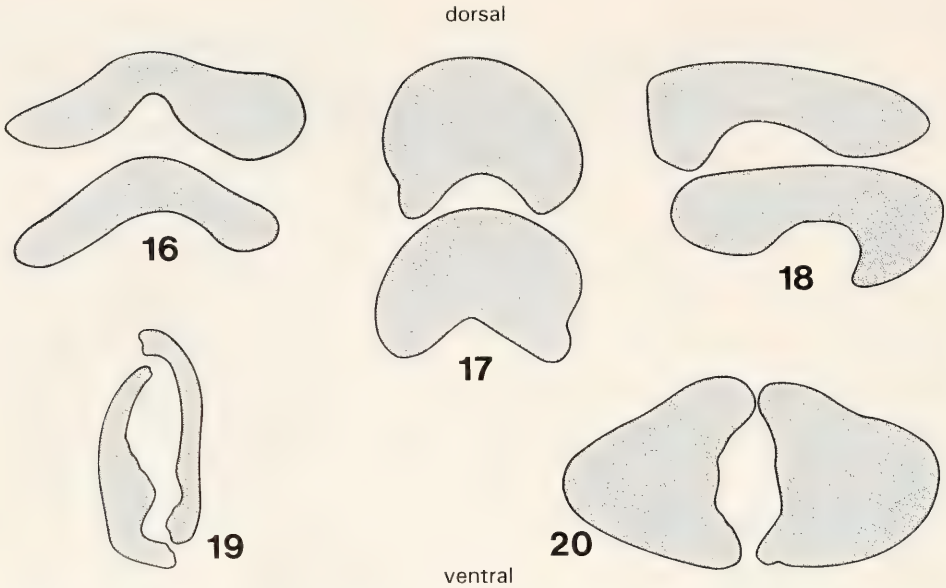


Abb. 16–20. Querschnitte der Distalglieder der Pleopoden-Endopodite II ♂ verschiedener Isopoda-Arten. – 16. *Colubotelson* sp.; – 17. *Saduria entomon*; – 18. *Ligia oceanica*; – 19. *Tylos latreillei*; – 20. *Mesoniscus alpicola*.

nopodentyp der männlichen Vertreter der Ligiidae und Tylidae mit seinem breiten Basalglied, das abgesetzt von der Medialkante des Protopoditen über eine dikondyle, dorsoventrale Gelenkachse inseriert, repräsentiert hingegen den ursprünglichen Zustand relativ zum Oniscidea-Grundplan (Erhard 1995a, b, Tabacaru & Danielopol 1996).

Wie die Vertreter der Ligiidae und Tylidae besitzen die Mesonisciden in ursprünglicher Weise einen deutlich entwickelten Pleopoden-Epipodit II, während jene der Crinocheta reduziert sind. *Mesoniscus alpicola* fehlt jedoch ein Epipodit-Beweger M 69, der bei *Ligia oceanica* vorhanden ist.

Die beiden männlichen Endopodit II-Distalglieder von *Mesoniscus alpicola* schließen zwischen ihren Medialwänden eine Röhre ein, in der vermutlich während der Kopulation eine Spermatophore nach distal transportiert wird (Abb. 20). Entsprechende Verhältnisse lassen sich ebenfalls bei *Tylos granulatus* (Kensley 1974), *Tylos latreillei* (Abb. 19) und *Helleria brevicornis* feststellen. Im Gegensatz zu den Tyliden, wo die breiten Seiten der Endopodit-Distalglieder in der Sagittalebene liegen, sind sie bei den männlichen Ligiiden, zum Beispiel *Ligia oceanica* (Abb. 18) und *Ligia italica*, in der Horizontalebene angeordnet und liegen häufig übereinander[2]). Die Ventralwände der beiden Distalglieder tragen jeweils eine Längsrinne, die zu einer Röhre geschlossen werden kann, sobald sich ein Gonopode an die Ventralseite des anderen anlegt. Auch in diesem Fall ist anzunehmen, daß die ventralen Rinnen

[2]) Die distalen Regionen der beiden Gonopoden der Männchen von *Ligia oceanica* liegen in fixiertem Zustand häufig nebeneinander. Die daraus erschlossene Annahme, daß dies auch bei lebenden Tieren so ist (Erhard 1995a: 55), trifft nicht zu. Die Endopodit II-Distalglieder der Art sind übereinander angeordnet.

während der Kopulation eine Funktion beim Spermadistaltransport ausüben. Letztere Konstruktion repräsentiert sehr wahrscheinlich den ursprünglichen Zustand relativ zum Oniscidea-Grundplan. Diese Annahme wird bekräftigt durch einen Außengruppenvergleich bei *Colubotelson* sp. (Phreatoicidea) und *Saduria entomon* (Valvifera) (Abb. 16–17), wo im männlichen Geschlecht die Distalglieder der zweiten Pleopoden-Endopodite an ihren Ventralseiten wie bei *Ligia* tiefe Längsrinnen aufweisen, in welchen vermutlich die Spermatophoren distad transportiert werden. Im Vergleich hierzu erscheint die Bildung einer Spermaröhre zwischen den Medialwänden der Endopodit-Distalglieder der Tylidae und Mesoniscidae eine abgeleitete Situation darzustellen. Da die Mesoniscidae aufgrund mehrerer begründeter Argumente (Merkmale 2b, 7, 34, 35, 54, siehe Kap. 4.) zusammen mit den Synocheta und Crinocheta sehr wahrscheinlich ein Monophylum bilden, kann die Entstehung einer Röhre zwischen den Endopodit-Medialwänden nur als mögliche Autapomorphie einer Gruppe ‚Tylidae + Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta' interpretiert werden (Merkmal 70), sofern Konvergenz ausgeschlossen wird. In der Stammlinie der Crinocheta muß jedoch die Bildung eines geschlossenen Spermakanals durch die zweiten Endopodite aufgegeben worden sein, da diese während der Kopulation an oder in den dorsomedialen Rinnen der Pleopoden-Endopoditen I arbeiten und nun in anderer Weise für den Spermadistaltransport verantwortlich sind. Genauere Angaben zu den Verhältnissen im Grundplan der Synocheta sind leider bislang nicht bekannt.

Eine Autapomorphie von *Mesoniscus alpicola* stellt das Fehlen des Endopodit-Distalglied-Lokomotors M 62 dar. Einen abgeleiteten Zustand von *Mesoniscus alpicola* verkörpert ferner die Reduktion des dorsalen Gelenkpunktes zwischen Protopodit II und Endopodit II, der bei den Ligiidae, Tylidae und Crinocheta auftritt. Es bleibt jedoch offen, ob eine monokondyle Gelenkung auch im Grundplan der Mesoniscidae vorliegt. Ein dorsaler Artikulationspunkt konnte innerhalb der Synocheta zwar nicht bei *Hyloniscus riparius* festgestellt werden (cf. Erhard 1995a: 56), ist jedoch bei *Titanethes albus* vorhanden (Abb. 14), weshalb eine dikondyle Gelenkung zwischen Protopodit und Endopodit auch für den Grundplan der Synocheta anzunehmen ist. Die Mesoniscidae zeichnen sich weiterhin durch den Verlust des Endopodit-Muskels M 60 aus (Merkmal 71R), der bei den Ligiidae, Tylidae, Synocheta (*Titanethes albus*) und Crinocheta vorhanden ist (Erhard 1995a). Ebenfalls charakterisiert das Vorhandensein einer Einkerbung und des nach dorsolateral abstehenden Läppchens am Endopodit II-Distalglied einen autapomorphen Zustand der Familie Mesoniscidae (Merkmal 72).

3.3.3. Pleopoden III (Abb. 21–31)

Wie im Oniscidea-Grundplan artikuliert der Protopodit III über einen posterior-medialen und einen anterior-lateralen Gelenkpunkt mit dem Pleon-Sternit III. Medial erstreckt sich zwischen dem anterioren Sternit-Steg und der distalen Protopodit-Kante ein ausgedehntes Membranfeld. Eine stilettartige Apophyse der Protopodit-Dorsalwand (PrAp III) als Insertionsort des M 9 ist vorhanden (ebenfalls an den Pleopoden IV und V).

Der Exopodit inseriert über eine dikondyle Artikulation mit dem Protopodit. Dorsal bildet das Grundglied einen distad weisenden Lappen zur Führung des Exopoditen aus (Fl). Im Unterschied zu den Verhältnissen bei den Pleopoden-Exopodi-

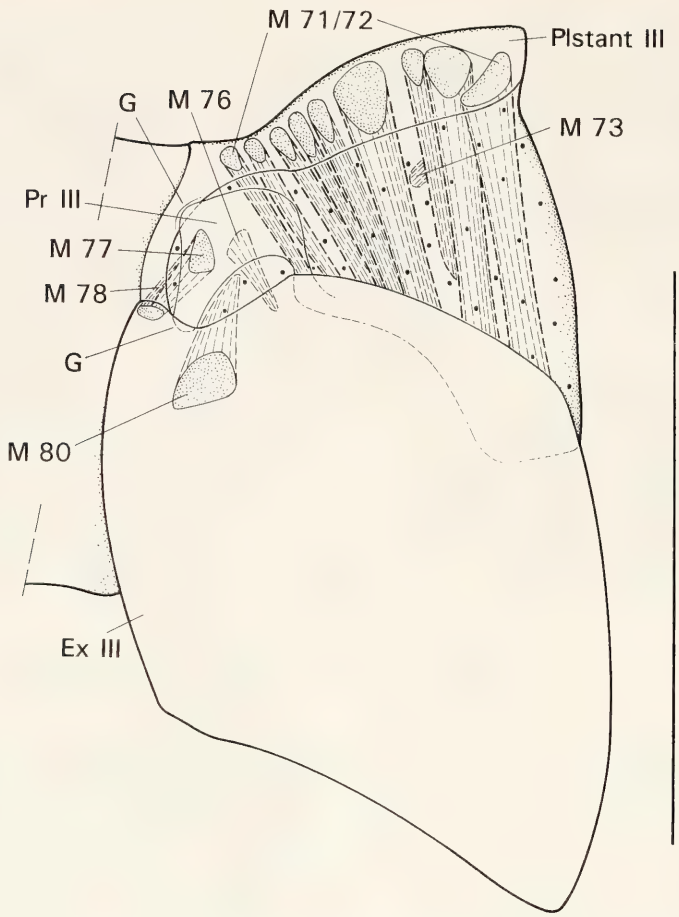


Abb. 21. *Mesoniscus alpicola*, ♂, rechter Pleopode III von ventral. – Maßstab: 0,5 mm.

ten I und II von *Mesoniscus alpicola* besitzt der Exopodit III (sowie die Exopodite IV und V) nicht nur dorsal, sondern auch ventral eine kräftig sklerotisierte Cuticula. Die distalen Regionen der Exopodit-Dorsalwände III–V tragen jedoch eine sehr zarte, membranöse Cuticula, die jeweils von einem Haemolymph-Raum unterlagert ist (Abb. 24–31).

Die umfangreiche Endopodit-Insertion befindet sich unmittelbar medial an der Protopodit-Dorsalwand. Protopodit und Endopodit stehen über ausgedehnte Membranen miteinander in Verbindung. Der Endopodit ist in zwei aufgetriebene Lappen gespalten.

Die Muskulatur

M 71/72: Die Protopodit-Depressoren bestehen aus zahlreichen Einzelmuskelsträngen, die auf den gesamten medialen Protopodit-Raum verteilt sind. Diese ziehen vom anterioren Sternit III-Steg in distodorsaler Richtung an die Protopodit III-Dorsalwand.

M 73: Zieht den Endopodit nach medial. Entspringt medioproximal an der Protopodit-Dorsalwand, verläuft laterad, dabei leicht nach distal gerichtet und inseriert an der dorsalen Endopoditbasis.

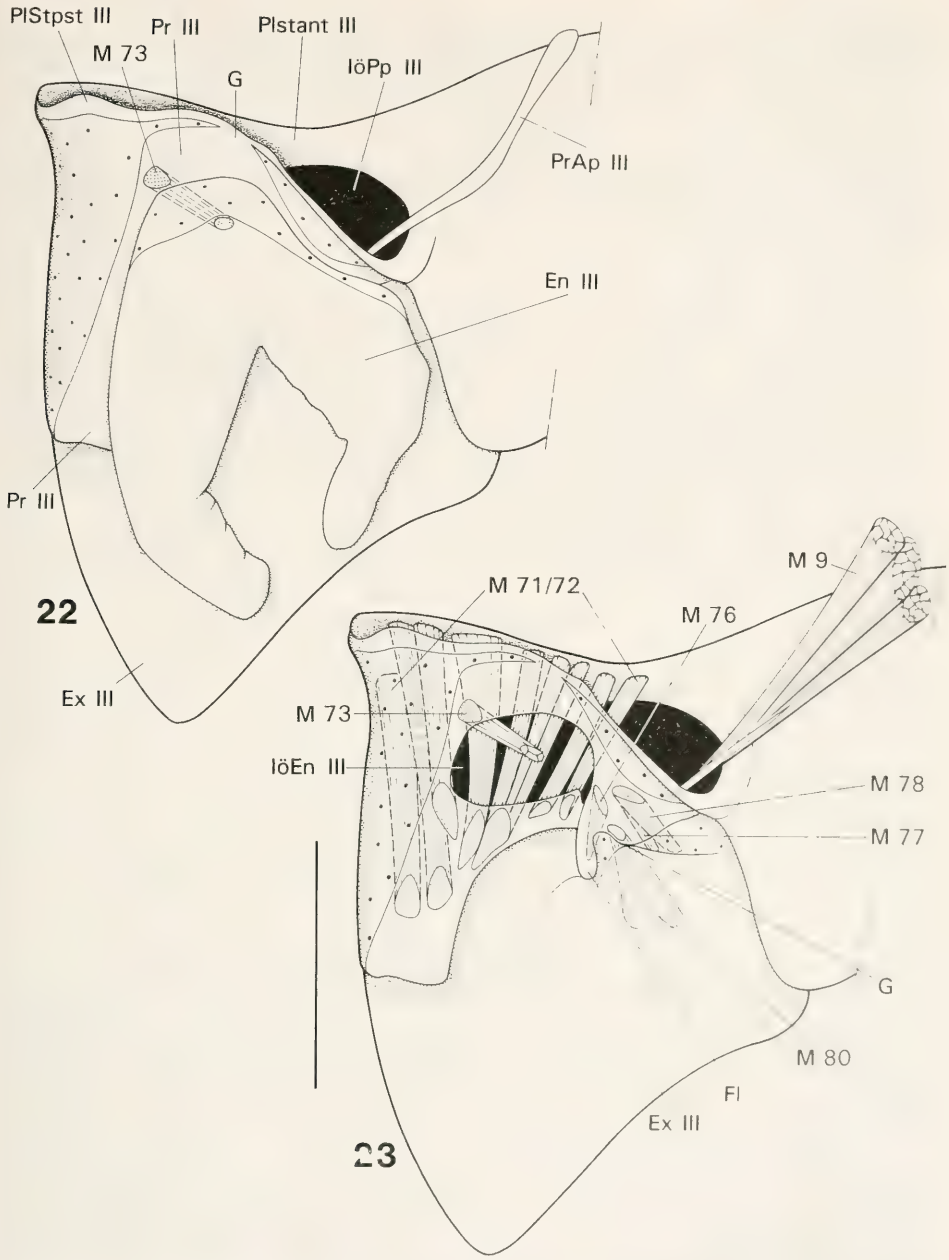


Abb. 22–23. *Mesoniscus alpicola*, ♂, rechter Pleopode III. – 22. Ansicht von dorsomedial, nur M 73 eingezeichnet; – 23. Ansicht von dorsomedial, Endopodit entfernt. – Maßstab: 0,25 mm.

M 74: Nicht vorhanden.
M 75: Nicht vorhanden.
M 76: Bewegt den Exopodit nach medial, dessen Medialkante kippt nach dorsal, die laterale Region nach ventral. Entspringt an der Protopodit-Dorsalwand, verläuft distad und inseriert an der medialen Exopoditbasis. Einbündelig.

M 77: Zieht den Exopodit nach lateral, dessen Medialkante kippt nach ventral und der laterale Bereich nach dorsal. Entspringt lateral an der ventralen Protopoditbasis, verläuft laterodistad und inseriert an der ventrolateralen Exopoditbasis.

M 78: Funktion siehe M 77. Entspringt an der dorsolateralen Protopodit-Wand, verläuft laterodistad und inseriert an der ventrolateralen Exopoditbasis.

M 79: Nicht vorhanden.

M 80: Übt einen nach proximal-dorsal gerichteten Zug auf die Exopodit-Ventralwand aus. Entspringt distal an der Protopodit-Dorsalwand, verläuft nach ventrodistal und inseriert an der Exopodit-Ventralwand.

Vergleich mit anderen Oniscidea-Arten

Im Grundplan der Landasseln sind die Dorsalwände der Pleopoden-Exopodite kräftig sklerotisiert und viel dicker als die Ventralwände, die eine zarte und membranöse Cuticula aufweisen (Erhard 1995a: 72). Diese Exopodit-Ventralwände stellen vermutlich Orte des Gasaustausches dar (cf. Hoese 1982, Wägele 1982, Kümmel 1984). Dergestalt erscheinen auch die Exopoditen I und II von *Mesoniscus alpicola* (Abb. 24–25, 29). Hingegen tragen die Ventralwände der Exopoditen III–V eine ebenso dicke und kräftige Cuticula wie ihre Dorsalwände. Letztere besitzen distal zudem ausgedehnte Membranregionen (Abb. 26–28, 30–31). Diese strukturelle Besonderheit der Exopodite III–V von *Mesoniscus alpicola* repräsentiert einen abgeleiteten Zustand der Art. Eine Untersuchung des Merkmalszustandes bei *Mesoniscus graniger* liegt bislang nicht vor. Es ist nicht auszuschließen, daß die beschriebenen Membranbereiche der caudalen Exopodite entsprechend den Faltenlungen der Pleopoden-Exopodite zahlreicher Crinocheta-Arten der Aufnahme von atmosphärischem Sauerstoff dienen. Die Hypothese kann jedoch nur durch ultrastrukturelle Untersuchungen des Exopodit-Integumentes überprüft werden.

Die Pleopoden-Endopodite III–V sind im Grundplan der Oniscidea einheitlich und lamellenförmig. Entsprechende Endopodite der Mesoniscidae sind dagegen in zwei (Pleopoden III) beziehungsweise in drei (Pleopoden IV und V) lang-ovale, aufgetriebene Lappen gespalten (cf. Gruner & Tabacaru 1963). Jeweils einer dieser Lappen der Endopodite IV und V ist außerdem nach proximal zum Protopoditen gerichtet. Dieses Merkmal 73 verkörpert eine Autapomorphie der Familie Mesoniscidae (vergleiche Wägele 1989, Tabacaru & Danielopol 1996). Die Endopodit-Insertionen beider Mesoniscidae-Arten sind wie bei *Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* breit und verhältnismäßig dicht an der Protopodit-Medialkante gelegen, während jene von *Ligia oceanica* und *Tylos latreillei* schmal erscheinen und weit vom Medialrand des Grundgliedes beginnen.

Einen abgeleiteten Merkmalszustand zeigen die Vertreter der Mesoniscidae in Gestalt der in zahlreiche Einzelbündel aufgelösten Protopodit-Depressoren Mm 71 und 72 der Pleopoden III sowie der Mm 81/82 und Mm 89/90 der Pleopoden IV beziehungsweise V (Merkmal 74). Die genannten Muskeln sind im Oniscidea-Grundplan jeweils einsträngig gebaut (Erhard 1995a: 72).

Abgeleitet ist ferner der Ursprungsort des M 73 von *Mesoniscus alpicola* und *Mesoniscus graniger*, der nicht wie bei allen bisher untersuchten Landassel-Arten an der medialen Protopodit-Ventralwand, sondern an der Dorsalwand liegt (Merkmal 75).

Die Mesoniscidae-Arten verfügen in ursprünglicher Weise über einen Exopodit-Lokomotor M 80, der bisher nur noch bei *Ligia oceanica* nachgewiesen werden konnte (allerdings liegt die Insertion bei *Ligia* an der Exopodit-Dorsalwand, bei *Mesoniscus* an der Ventralwand). Der Muskel ist bei den übrigen, dahingehend un-

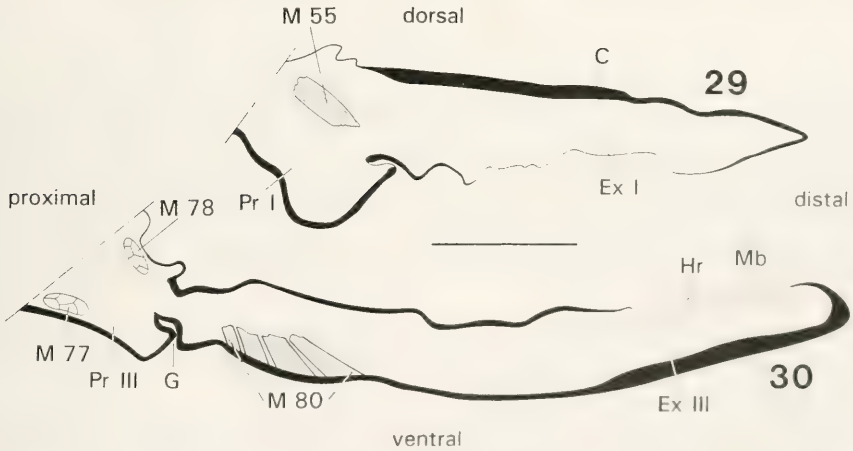


Abb. 24–28. *Mesoniscus alpicola*, ♂, linke Pleopoden I–V von dorsal. Die unterbrochenen Linien kennzeichnen die Schnittebenen der in den Abb. 29 und 30 dargestellten Längsschnitte.

Abb. 29–30. *Mesoniscus alpicola*, ♂, Längsschnitte von Pleopoden-Exopoditen, Cuticula und Muskulatur dargestellt. – 29. Pl.-Exopodit I; – 30. Pl.-Exopodit III. – Maßstab. 0,1 mm .

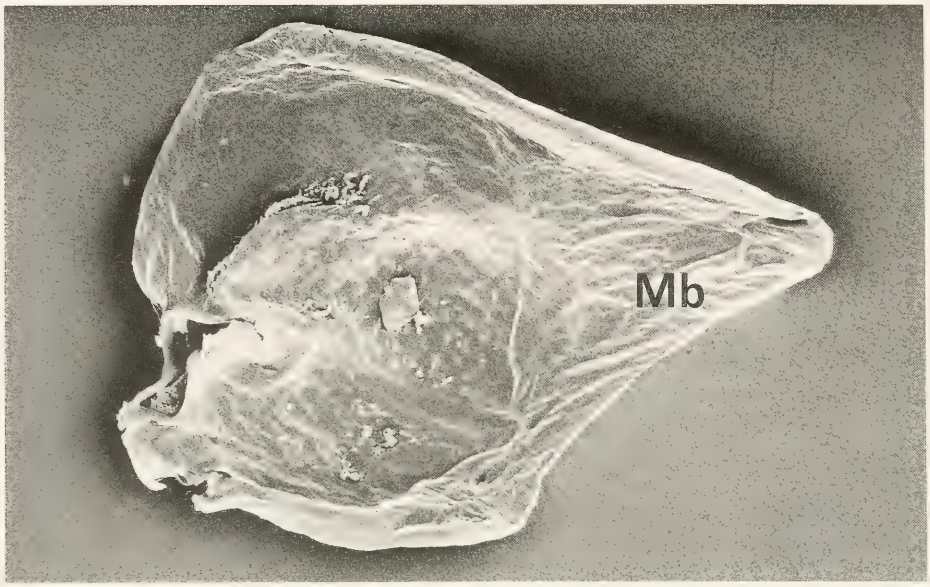


Abb. 31. *Mesoniscus alpicola*, ♂, linker Pleopoden-Exopodit III von dorsal mit distalem Membranbereich (Mb).

tersuchten Arten *Tylos latreillei, Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* vollständig reduziert, seriell homologe Muskeln Mm 67 (M 70 bei *Tylos*) treten jedoch in den Pleopoden II von allen genannten Arten auf (Erhard 1995a: 71).

Der bei *Ligia oceanica, Tylos latreillei, Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* vorhandene Protopodit-Muskel M 75 konnte bei *Mesoniscus alpicola* nicht festgestellt werden. Fraglich bleibt der Merkmalszustand bei *Mesoniscus graniger*.

3.4. Uropoden (Abb. 32–34)

Die paarigen, styliformen Uropoden von *Mesoniscus alpicola* sind jeweils aus einem eingliedrigen Proto-, Exo- und Endopodit (UPr, UEx, UEn) aufgebaut. Beide Uropoden-Rami inserieren terminal am Protopodit, der Endopodit ist im Vergleich zum Exopodit deutlich verkleinert. Der Protopodit steht terminal am Pleotelson und kann über eine dikondyle dorsoventrale Gelenkachse nach lateral und medial gedreht werden. Apophysen der Protopoditbasis als Insertionsorte der Mm 97–100, wie sie im Oniscidea-Grundplan vorliegen (Erhard 1995a: 95), sind nicht vorhanden.

Der Endopodit läßt sich durch den Muskel M 103 ventrad senken und wird passiv durch den Druck einer Skleritverstärkung des Protopoditen auf die ventrale Endopoditbasis zurück nach dorsal bewegt.

Uropoden-Endopodit und -Exopodit tragen terminal je eine lange Tastborste, die distal in mehrere Einzelhaare gespalten ist.

Die Muskulatur

M 97: Bewegt den Uropoden-Protopodit nach medial. Der Muskel besteht aus einem schwachen dorsalen und einem stärkeren ventralen Ast. Letzterer entspringt an der lateralen Vorderkante des Pleotelson-Tergits, während der dorsale Muskelstrang seinen Ursprung erst

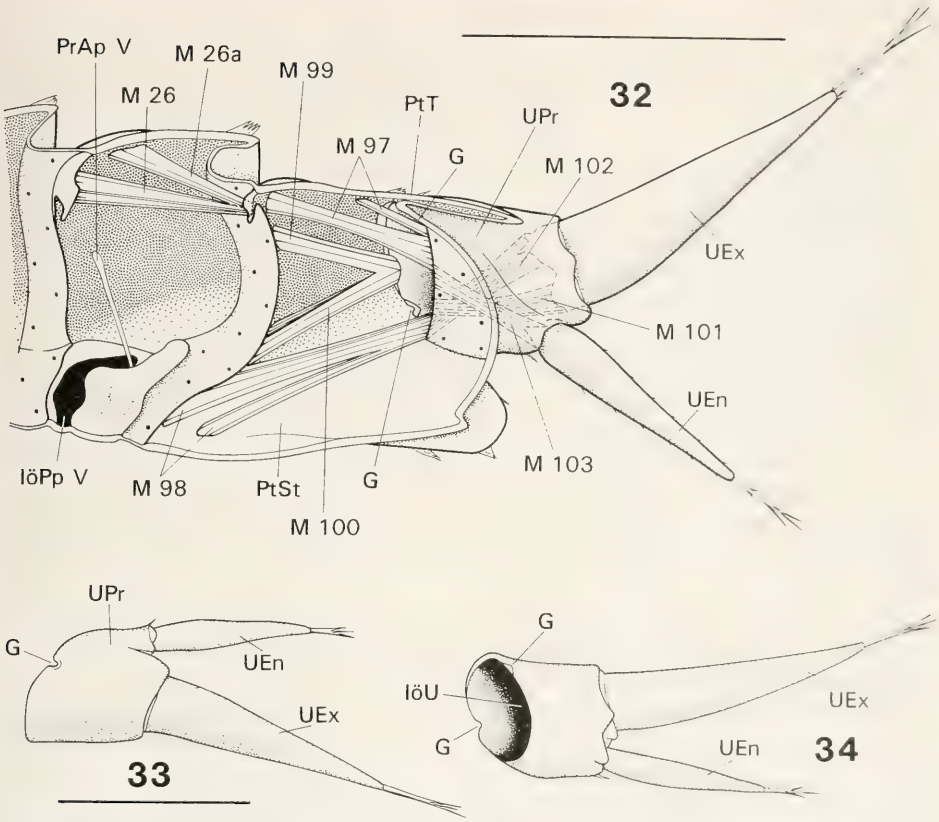


Abb. 32. *Mesoniscus alpicola*, ♂, paramedianer Sagittalschnitt durch den caudalen Pleonrumpf, Ansicht von medial; Uropodenmuskulatur sowie Mm 26 und 26a eingezeichnet. – Maßstab: 0,5 mm.

Abb. 33–34. *Mesoniscus alpicola*, ♂, Uropode, Skelet. – 33. Ansicht von ventral; – 34. Ansicht von dorsal. – Maßstab: 0,5 mm.

am caudalen Ende des Tergits nimmt. Beide Äste ziehen nach caudal und enden an der dorsalen Medialkante der Protopoditbasis.

M 98: Bewegt den Uropoden-Protopodit nach medial. Entspringt an der Cranialkante des Pleotelson-Sternits, verläuft caudad und inseriert an der ventralen Medialkante der Protopoditbasis. Dreibündelig.

M 99: Bewegt den Uropoden-Protopodit nach lateral. Entspringt ventral des M 97 an der Vorderkante des Pleotelson-Tergits, verläuft ventrocaudad und inseriert an der Lateralkante der Protopoditbasis. Zweibündelig.

M 100: Bewegt den Uropoden-Protopodit nach lateral. Entspringt an der Cranialkante des Pleotelson-Sternits, verläuft dorsocaudad und inseriert an der Lateralkante der Protopoditbasis. Zweibündelig.

M 101: Bewegt den Uropoden-Exopodit nach ventral. Entspringt ventral des M 103 an der medialen Basis des Uropoden-Protopoditen und verläuft distad an die ventrale Basis des Uropoden-Exopoditen. Aus einem schwachen dorsalen und einem kräftigen ventralen Ast bestehend.

M 102: Bewegt den Uropoden-Exopodit nach dorsal. Entspringt lateral des M 101 an der ventralen Basis des Uropoden-Protopoditen und verläuft distodorsad an eine Apophyse der dorsalen Exopoditbasis. Dreibündelig.

M 103: Bewegt den Uropoden-Endopodit nach ventral. Entspringt an der medialen Basis des Uropoden-Protopoditen und zieht distad an eine ventrale Apophyse des Uropoden-Endopoditen. Aus einem schwachen dorsalen und einem kräftigeren ventralen Ast gebaut.

Vergleich mit anderen Oniscidea-Arten

Im Grundplan der Oniscidea sind die terminal am Protopodit inserierenden Uropoden-Rami von gleicher Größe (Erhard 1995a: 95); dieser Zustand ist in der Gattung *Ligia* erhalten. Im Unterschied hierzu sind die Endopodite der Mesoniscidae sowie der Synocheta und Crinocheta im Vergleich zu den Exopoditen deutlich verkleinert. Diese Verkleinerung des Uropoden-Endopoditen verkörpert möglicherweise eine Synapomorphie der genannten drei Gruppen (Merkmal 54, cf. Schmalfuss 1989, Wägele 1989, Erhard 1995a, Tabacaru & Danielopol 1996). Letztere Annahme besitzt jedoch nur dann Aussagekraft, wenn das Vorhandensein eines verkleinerten Uropoden-Endopoditen nicht auch für frühe Stammarten der Tylidae-Ahnenlinie kennzeichnend war. Alle rezenten Vertreter der Tylidae tragen nur noch einen Uropoden-Ramus, weshalb die fragliche Merkmalsausprägung bei ihnen nicht mehr nachzuprüfen ist. Außerdem muß die Größenabnahme des Uropoden-Endopoditen relativ zum Exopoditen bei der Gattung *Ligidium* als Konvergenz zu den Verhältnissen bei den Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta interpretiert werden. Diese Annahme ist erst dann plausibel, wenn die Monophylie der Familie Ligiidae ausreichend gut begründet und somit die bei *Ligia* erhaltene Ausprägung von gleich großen Uropoden-Rami auch für den Grundplan der Familie anzunehmen ist[3]).

Abgesehen von der Endopodit-Verkleinerung besteht hinsichtlich der generellen Skeletkonstruktion und der Bewegungsmöglichkeiten der Uropoden-Glieder von *Mesoniscus alpicola* Übereinstimmung mit den Verhältnissen im Oniscidea-Grundplan (Erhard 1995a: 95). Auch bezüglich der Muskelausstattung läßt sich nur ein nennenswerter Unterschied feststellen: Der Lokomotor des Uropoden-Protopoditen M 97 besitzt neben dem langen Hauptstrang einen kurzen dorsalen Ast, der ausgehend vom caudalen Bereich des Pleotelson-Tergits an die dorsale Medialkante der Protopoditbasis zieht. Ein Muskel mit diesem spezifischen Verlauf konnte bei den dahingehend untersuchten Arten *Ligia oceanica, Tylos latreillei, Actaecia bipleura* und *Oniscus asellus* nicht nachgewiesen werden. Es bleibt jedoch offen, ob diese Apomorphie von *Mesoniscus alpicola* auch im Grundplan der Mesoniscidae vorliegt.

Bei *Oniscus asellus* und *Actaecia bipleura* trägt der Uropoden-Protopodit in abgeleiteter Weise eine anteriomediale, beziehungsweise eine dorsomediale Wand, an welcher die intrinsische Muskulatur Mm 101–103 inseriert (Erhard 1995a: Abb. 95, 107). Diese Wand fehlt *Mesoniscus alpicola*, ebenso wie *Ligia oceanica*. Entsprechende Muskeln setzen bei beiden Arten vor allem an der medialen und ventralen Protopoditbasis an. Es handelt sich bei dem Fehlen der anteriomedialen Wand um ein plesiomorphes Merkmal relativ zum Landassel-Grundplan (Erhard 1995a: 94).

---

[3]) Der von Schmalfuss (1989), Wägele (1989), Erhard (1995a) und Tabacaru & Danielopol (1996) zu oben genanntem Merkmal 54 beschriebene Zusatz einer „subapikalen Insertion" des Uropoden-Endopoditen am Protopodit stellt hingegen kein abgeleitetes Grundplan-Merkmal der ‚Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta' dar, sondern wurde vermutlich innerhalb der genannten Gruppen konvergent erworben. Hierfür sprechen die auf gleicher Höhe inserierenden Uropoden-Rami der Mesoniscidae sowie basaler Vertreter der Synocheta (zum Beispiel *Cantabroniscus primitivus*, cf. Vandel 1965a) und verschiedene Crinocheta-Arten (zum Beispiel *Papuaphiloscia laevis*, cf. Taiti & Ferrara 1991, und Arten der Gattung *Anchiphiloscia*, cf. Ferrara & Taiti 1986).

4. Diskussion

Ein wesentliches Ziel vorliegender Arbeit beinhaltet die Suche und das Auffinden von Argumenten, die zur Klärung der phylogenetisch-systematischen Position der Familie Mesoniscidae beitragen und darüber hinaus das natürliche System der Oniscidea-Großgruppen begründen. Hierzu wurden die aus der anatomischen Analyse des pleonalen Skelet-Muskel-Systems von *Mesoniscus alpicola* gewonnenen Ergebnisse mit bestehenden Literaturangaben und den von ERHARD (1995a) vorgestellten Daten zur Pleon-Morphologie weiterer Landassel-Arten verglichen.

Die Numerierung der für die phylogenetische Diskussion relevanten Merkmale wurde aus ERHARD (1995a: 101) übernommen. Allerdings ergaben sich in der Argumentationsliste einige Neuerungen. So konnten eine Reihe von Merkmalen, die für die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Crinocheta von Bedeutung sind oder abgeleitete Zustände einzelner Arten beschreiben, nicht berücksichtigt werden. Ferner wurden einzelne fehlinterpretierte Transformationsreihen korrigiert oder eliminiert sowie neugewonnene Merkmalssätze hinzugefügt (Argumente 67R–78). Aus diesen Gründen entstanden Lücken im Numerierungscode, die jedoch für das Verständnis der phylogenetischen Argumentation keine Bedeutung haben.

Die für die verwandtschaftliche Diskussion der Landassel-Großgruppen relevanten Merkmale sind in einem Argumentationsschema und einem daraus resultierenden Stammbaum wiedergegeben (Abb. 35–36). Im Stammbaum werden im Unterschied zum Argumentationsschema lediglich die aussagekräftigen Merkmale berücksichtigt. Die plesiomorphen ( ) und apomorphen (■) Merkmalspaarungen werden im folgenden aufgelistet. Im Falle einer dreigliedrigen Transformationsreihe ist ein intermediärer Merkmalszustand mit dem Symbol „ " gekennzeichnet. In Klammern gesetzte Angaben am Ende der Merkmalsbeschreibungen verweisen jeweils auf die Quelle der entsprechenden ausführlichen Dokumentation eines Merkmales.

1: □ Ohne Einkugelungsvermögen, Pleonskelet-Konstruktion diesbezüglich nicht modifiziert; ■ mit Einkugelungsvermögen, Pleonskelet-Konstruktion diesbezüglich modifiziert (ERHARD 1995a: 97).

2: (2a) paarige Genitalpapillen; (2b) Gentitalpapillen partiell verwachsen; ■ (2c) Genitalpapillen vollständig verwachsen (Kap. 3.1.1.).

3R: □ Genitalpapille(n) vorhanden; ■ Genitalpapillen fehlen (ERHARD 1995a: 97).

4: Phylacomeren nicht vorhanden; ■ Phylacomeren vorhanden (ERHARD 1995a: 97).

5: Pleon-Ventrum I ohne bewegliche, mediale Apophyse; ■ Pleon-Ventrum I mit beweglicher, medialer Apophyse, die vom M 4 verspannt wird und über welche die ventrale Längsmuskulatur verläuft (Kap. 3.1.2.).

6: □ Frei bewegliche Pleomeren; ■ nahezu unbewegliche Pleomeren (ERHARD 1995a: 97).

7: □ M 1 wie seine seriellen Homologa des Pereion als Rumpfflexor entwickelt (oder *Tylos*-spezifisch abgewandelt, vergleiche ERHARD 1995a); ■ M 1 der Männchen als Pleopoden II-Lokomotor modifiziert (Kap. 3.2.).

12R: Medialer Ast des M 3 vorhanden; ■ medialer Ast des M 3 vollständig reduziert (Kap. 3.2.).

14: □ Mm 9, 11, 13 entspringen caudal an den Pleon-Tergiten; ■ Mm 9, 11, 13 entspringen cranial, an den Dorsalapophysen der Pleon-Tergite (Kap. 3.2.).

15: □ Mm 2 und 6 entspringen caudal an den Pleon-Tergiten; ■ Mm 2 und 6 entspringen cranial an den Pleon-Tergiten (Kap. 3.2.).

21R: □ M 26a vorhanden; ■ M 26a vollständig reduziert (bei den Crinocheta fehlt zudem M 25) (Kap. 3.2.).

23: □ Pleopoden-Endopodite I der Männchen ohne dorsomediale Spermarinnen; ■ Endopodite I der Männchen lanzenförmig und mit dorsomedialen Spermarinnen (Kap. 3.3.1.).

25R: □ Lokomotor des Pleopoden-Endopoditen I, M 47, vorhanden; ■ M 47 nicht vorhanden (Kap. 3.3.1.).

26: M 49 nicht vorhanden; ■ M 49 vorhanden (Kap. 3.3.1.).

27R: Pleopoden-Epipodite I wohl entwickelt, mit Strukturen des Wasserleitungssystems; ■Epipodite I reduziert, ohne WLS-Strukturen (Kap. 3.3.1.).

28R: Pleopoden I der Männchen mit wohlentwickeltem Exo- und Endopodit sowie einer medialen Protopodit-Region, mediale Region des Pleon-Sternit I vorhanden; ■ vollständige Reduktion der ersten Pleopoden-Endopodite[4]), der medialen Protopodit I-Region und der medialen Region des Pleon-Sternits I (Erhard 1995a: 98).

33: Keine komplexe Coadaptation zwischen den Pleopoden-Endopoditen I und II der Männchen; ■ die nadelartig zugespitzten Distalglieder der Pleopoden-Endopodite II der Männchen führen während der Kopulation an den Spermarinnen der Endopodite I spezifische Gleitbewegungen aus (Erhard 1995a: 99).

34: Beide Glieder der Pleopoden-Endopodite II der Männchen in nahezu rechtem Winkel angeordnet, die Insertion des Endopoditen liegt deutlich von der Protopodit-Medialkante abgerückt; ■ lineare Anordnung beider Endopodit II-Glieder, Insertion des Endopoditen II am Protopodit äußerst medial gelegen (Kap. 3.3.2.).

35: Zwischen Pleopoden-Protopodit II und Endopodit II der Männchen liegen beide Gelenkpunkte der dikondylen Artikulation exakt auf einer Dorsoventralachse, die deutlich vom Pleopoden-Medialrand entfernt ist; ■ der ventrale Artikulationspunkt der dikondylen Gelenkung zwischen Protopodit II und Endopodit II ist in eine mediale Position gerückt (bei den Synocheta und Crinocheta ist der dorsale Gelenkpunkt in lateraler Lage erhalten, bei *Mesoniscus alpicola* ist er reduziert) (Kap. 3.3.2.).

37R: Mediale Region der Pleopoden-Protopodite II und des Pleon-Sternits II erhalten; ■ Mediale Protopodit II- und Sternit II-Region vollständig reduziert (Erhard 1995a: 99).

47: Ventralwände der Pleopoden-Exopodite nicht zu spezifischen Atmungsorganen entwickelt; ■ Lungen an den Ventralwänden aller fünf Paar Pleopoden-Exopodite (Erhard 1995a: 99).

49: Genitalpapille(n) distal nicht von medialen Lamellen der Pleopoden-Endopodite I umschlossen; ■ mediale Lamellen der Endopodite I ummanteln die Distalregion der Genitalpapille. Sekundär kann diese Ummantelung durch eine Verfalzung der drei Organe ersetzt werden (Erhard 1995a: 100).

53: Genitalpapille(n) ohne Ventralschild; ■ Genitalpapille mit kräftig sklerotisiertem Ventralschild (Erhard 1995a: 100).

54: Uropoden-Endopodit und Exopodit von gleicher Größe; ■ Uropoden-Endopodit gegenüber Exopodit deutlich verkleinert (Schmalfuss 1989, Erhard 1995a: 100).

56: Uropoden-Protopodit styliform, über dorsoventrale Gelenkachse terminal am Pleotelson inserierend und caudad über das Körperende ragend, Uropoden-Exopodit und Endopodit wohl entwickelt; ■ Uropoden-Protopodit plattenförmig, ventral am Pleotelson gelegen und über zwei eng benachbarte, laterale Gelenkpunkte artikulierend, die geschlossene Pleon-Umrißlinie von Pleotelson-Tergit gebildet; Uropoden-Exopodit fehlt (Erhard 1995a: 100).

57: Dorsalapophyse des Pleotelson dorsolateral am Vorderrand des „Segmentes" gelegen; ■ Dorsalapophyse des Pleotelson nach ventrocranial verlagert (Erhard 1995a: 100).

59: Kein Wasserleitungssystem vorhanden (aquatische Isopoden); ■ Wasserleitungssystem vorhanden (Schmalfuss 1989, Wägele 1989).

60R: 1. Antenne wohl entwickelt, vielgliedrig (aquatische Ispoden); ■ extreme Reduktion der 1. Antenne, maximal 3 Glieder vorhanden (Schmalfuss 1989, Wägele 1989).

62: Gonoducte der Männchen nicht miteinander verschmolzen; ■ Gonoducte innerhalb der unpaaren Genitalpapille der Männchen wenigstens im Distalteil miteinander zu einem unpaaren Gang verschmolzen (Schmalfuss 1989, Wägele 1989).

67R: Genitalpapille(n) wohl entwickelt; ■ Genitalpapillen in der Länge deutlich reduziert (Kap. 3.1.1.).

---

[4]) Pleopoden-Exopodite I sind entgegen der Auffassung bei Wägele 1989, Erhard 1995a, Tabacaru & Danielopol 1996 im Grundplan der Tylidae enthalten, da *Tylos spinulosus* wohl entwickelte und als respiratorische Organe fungierende Exopoditen an den ersten Pleopoden trägt.

68: □ Mm 18, 20, 22, 24 und 26 einbündelig; ■ Mm 18, 20, 22, 24 und 26 zweibündelig (Kap. 3.2.).
69: □ Zwischen anteriorem Pleon-Sternit I-Steg und Protopodit I-Ventralwand breiter Membranbereich entwickelt, Protopodit I-Depressor M 48 vorhanden (Pleopoden-Protopodit I der Tylidae stark reduziert!); ■ anteriorer Pleon-Sternit I-Steg mit Protopodit I-Ventralwand verschmolzen, M 48 vollständig reduziert, Protopodit I weitgehend unbeweglich (Kap. 3.3.1.).
70: □ Distalglieder der Pleopoden-Endopodite II der Männchen mit ventralen Rinnen; ■ Distalglieder der männlichen Endopodite II mit medialen Rinnen oder diese sind sekundär reduziert (Crinocheta) (Kap. 3.3.2.).
71R: □ Lokomotor des Pleopoden-Endopodit-Basalgliedes M 60 vorhanden; ■ M 60 vollständig reduziert (Kap. 3.3.2.).
72: □ Distalglied des Pleopoden-Endopoditen II ohne Einkerbung und vorspringendes Läppchen; ■ Distalglied des Pleopoden-Endopoditen II mit Einkerbung und nach dorsolateral gerichtetes Läppchen (Kap. 3.3.2.).
73: □ Pleopoden-Endopodite III–V von einheitlicher Form und nach distal gerichtet; ■ Pleopoden-Endopodite III–V in 2 oder 3 Lappen gespalten, ein Ast der Endopodite IV und V zum Protopoditen gerichtet (Kap. 3.3.3.).
74: □ Die Protopodit-Depressoren der Pleopoden III–V Mm 71 und 72, 81 und 82 sowie 89 und 90 als jeweils einsträngige Muskeln entwickelt; ■ Protopodit-Depressoren der Pleopoden III–V in zahlreiche Einzelstränge aufgelöst (Kap. 3.3.3.).
75: □ Der Endopodit III-Muskel M 73 entspringt an der medialen Protopodit III-Ventralwand; ■ M 73 entspringt an der medialen Protopodit III-Dorsalwand (Kap. 3.3.3.).
76R: □ Augen vorhanden; ■ Augen vollständig reduziert (Wägele 1989).
77R: □ Distalglied der 1. Antenne wohl entwickelt; ■ Distalglied der 1. Antenne reduziert[5]).
78: □ Mm 19, 21, 23, 25 und 26a nach caudal gerichtet; ■ Mm 19, 21, 23 und 25 nach cranial gerichtet (Fehlen der Muskeln M 26a bei *Tylos latreillei*, M 26a und M 25 bei den Crinocheta!) (Kap. 3.2.).

Die Monophylie der Oniscidea ist gut abgesichert und wird hier beispielhaft durch die Merkmale **59** und **60R** begründet, welche den Besitz eines komplexen Wasserleitungssystems und die Reduktion der 1. Antenne beschreiben. Einzelheiten hierzu sind den Arbeiten von Schmalfuss (1989), Wägele (1989), Brusca & Wilson (1991) und Tabacaru & Danielopol (1996) zu entnehmen.

Das von Brusca & Wilson (1991) und Tabacaru & Danielopol (1996) vorgeschlagene Schwestergruppenverhältnis zwischen den Tylidae („Tylomorpha") und den restlichen Oniscidea („Ligiamorpha") konnte durch vorliegende Ergebnisse nicht bestätigt werden. Als einziges Argument für diese Hypothese wird von Tabacaru & Danielopol (1996) die „Verschmelzung der Coxalplatten mit den Pereion-Tergiten" als Autapomorphie der „Ligiamorpha" angeführt. Tatsächlich erscheinen bei den Vertretern der Tylidae an den Pereionsegmenten II–VII die Coxalplatten in ursprünglicher Weise durch tiefe Einschnitte von den jeweiligen Tergiten getrennt. Doch treten auch bei *Ligia oceanica* an entsprechenden Regionen noch sehr deutliche Trennungsnähte auf, wodurch das Merkmal an Aussagekraft verliert. Zudem veranschaulicht Vandel (1962) für den Crinocheten *Stenoniscus pleonalis* ebenfalls

[5]) Die 1. Antennen der Ligiidae, Tylidae und Mesoniscidae sowie verschiedener untergeordneter Taxa der Crinocheta (z. B. *Armadilloniscus, Stenoniscus, Paraschizidium*) sind in unterschiedlichster Abstufung reduziert, bis hin zum vollständigen Verlust der beiden distalen Antennulaglieder im Grundplan der Tylidae. Im Lichte der hier vorgeschlagenen phylogenetischen Argumentation werden die unterschiedlichen Rückbildungen der Antennulae in den Familien Ligiidae, Tylidae und Mesoniscidae als konvergente Entwicklungen aufgefaßt (vergleiche Schmalfuss 1974, Erhard 1995a).

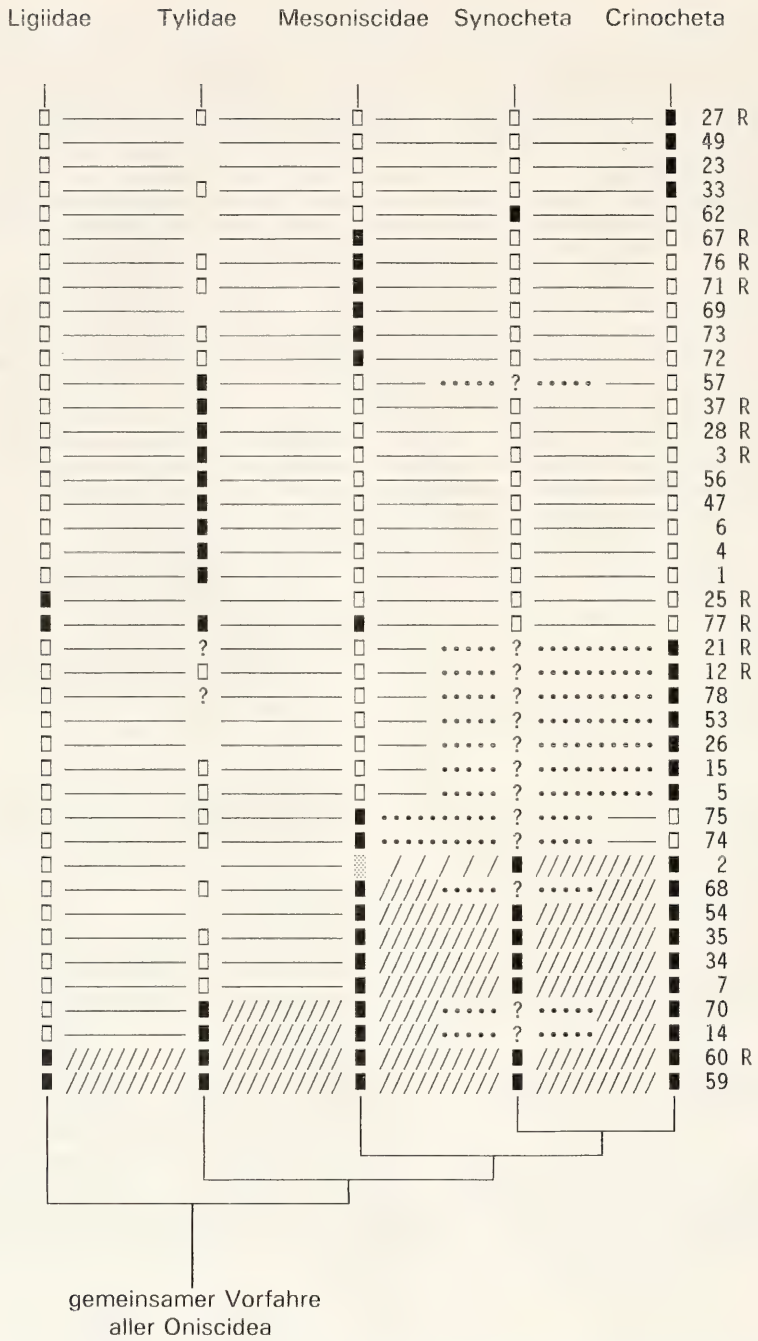


Abb. 35. Argumentationsschema zu den phylogenetischen Beziehungen zwischen den Landassel-Hauptgruppen. □ = Plesiomorphie; ■ = Apomorphie; ■///■= apomorphe Homologie; ■ – ■ = Konvergenz; R = Reduktionsmerkmal; fehlendes Symbol = Merkmalszustand nicht zu ermitteln; ? = Merkmalszustand noch nicht überprüft; ▒ = intermediärer Merkmalszustand einer dreigliedrigen Transformationsreihe.

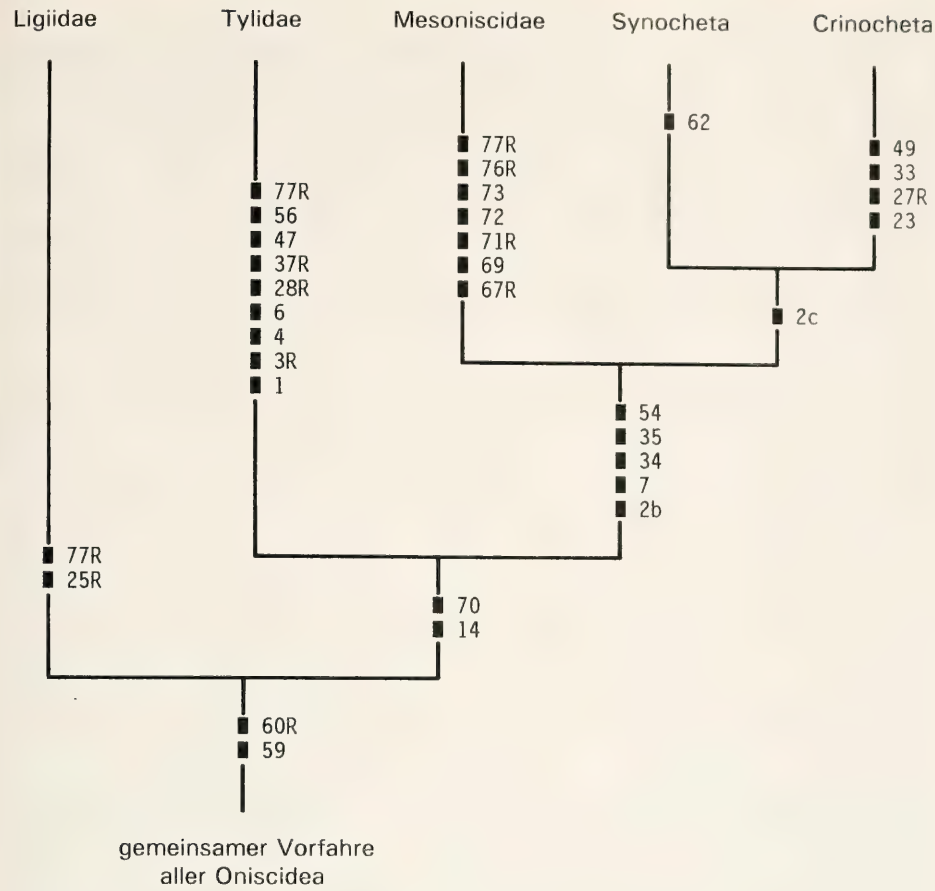


Abb. 36. Stammbaum der Oniscidea, rekonstruiert auf der Basis der in vorliegender Arbeit dargestellten Argumentation. Die Ziffern kennzeichnen Autapomorphien monophyletischer Taxa, welche in der Merkmalsauflistung des Kapitels 4. erläutert sind.

an den Pereion-Tergiten II–VII deutlich abgegliederte laterale Platten. Dies läßt eine konvergente Verschmelzung der Coxalplatten mit den Pereion-Tergiten bei untergeordneten Taxa der „Ligiamorpha" möglich erscheinen. Die Befunde verdeutlichen, daß nur eine detaillierte anatomische Dokumentation der unterschiedlichen Merkmalsausprägungen zu einer exakten phylogenetischen Bewertung dieses Merkmales beitragen kann.

Eine nahe Verwandtschaft der basalen Oniscidea-Familien Ligiidae und Tylidae kann ebenfalls nur unzureichend begründet werden. Hierfür steht nur das „konvergenzverdächtige" Merkmal 77R (Reduktion der ersten Antenne) zur Verfügung, das ebenfalls bei *Mesoniscus* und untergeordneten Taxa der Crinocheta auftritt (vergleiche Fußnote [5]) zu Merkmal 77R).

Mit betonter Vorsicht wird auf der Grundlage dieser Untersuchung die Hypothese einer Monophylie der ‚Tylidae + Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta' errichtet. Hierfür sprechen die beiden Merkmale 14 und 70, welche die nach cranial verlagerten Ursprungsorte der Pleopoden-Remotoren Mm 9, 11 und 13 sowie die

Bildung eines Spermakanals zwischen den Medialwänden der männlichen Pleopoden-Endopoditen II charakterisieren. Zwar stehen genauere Untersuchungen zum Grundplan der Synocheta noch aus und wahrscheinlich ist das letztere Merkmal 70 bei den Crinocheta sekundär rückgebildet (s. Kap. 3.3.2.), doch ist die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Ligiidae und allen „non-ligiiden" Landasseln nach Auffassung des Autors gegenwärtig die sparsamste und plausibelste Rekonstruktion der basalen Verzweigung im Oniscidea-Stammbaum.

Umstritten war bisher die phylogenetisch-systematische Stellung der Familie Mesoniscidae. Wägele (1989) plädiert für eine enge Verwandtschaft der Mesoniscidae mit den Tylidae und vereinigt beide Gruppen mit den Ligiidae in einem Taxon „Diplochaeta". Dagegen befürworten Schmalfuss (1989), Erhard (1995a, b) und Tabacaru & Danielopol (1996) die Existenz eines Monophylum ‚Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta', für das Tabacaru & Danielopol (1996) den Namen Orthogonopoda vorschlagen. Für diese Hypothese sprechen fünf, teilweise sehr gewichtige Argumente, die neben der Verkleinerung der Uropoden-Endopodite (Merkmal **54**) korrelative Veränderungen der äußeren männlichen Genitalorgane beschreiben. So stellen die Bildung von linear gebauten Pleopoden-Endopoditen II (Merkmal **34**), einer spezifisch ausgerichteten Gelenkung zwischen Pleopoden-Protopodit II und Endopodit II (Merkmal **35**) und die Entstehung eines speziellen Gonopoden-Lokomotors M 1 aus einem serialen Dorsoventralmuskel (Merkmal **7**) gemeinsam einen stark differenzierten, abgeleiteten Merkmalskomplex dar, dessen konvergente Entwicklung bei den genannten drei Gruppen äußerst unwahrscheinlich ist. Schließlich mag auch die partielle Verschmelzung der ursprünglich paarigen Genitalpapillen (Merkmal **2b**) in möglichem funktionellen Zusammenhang mit den genannten Merkmalstransformationen nur einmal in der gemeinsamen Ahnenlinie der Mesoniscidae, Synocheta und Crinocheta entstanden sein. Im Lichte der vorgebrachten Argumentation scheint die von Wägele (1989) vertretene These einer nahen Verwandtschaft der Mesoniscidae mit den Tylidae und Ligiidae weit weniger gut abgesichert zu sein. Diese These wird in erster Linie durch wenige Reduktionsmerkmale begründet, wie zum Beispiel die Rückbildung der 1. Antenne und der männlichen Genitalpapille, was sehr wahrscheinlich mehrmals unabhängig voneinander geschehen ist (zur detaillierten Diskussion der von Wägele verwendeten Merkmale vergleiche Erhard 1995a: 106).

Schwieriger als der Monophylie-Nachweis der ‚Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta' erweist sich momentan die Begründung der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den drei genannten Gruppen. Zwei unterschiedliche Hypothesen werden gegenwärtig diskutiert. Tabacaru & Danielopol (1996) nennen drei Merkmale, die für ein Schwestergruppenverhältnis der Mesoniscidae und Synocheta sprechen. Ihr Merkmal „Reduktion der Ommatidien-Zahl auf drei oder weniger pro Auge" stellt jedoch kein sehr aussagekräftiges Argument dar. Durch mehrfache konvergente Entwicklung haben einige höhlenbewohnende Taxa der Synocheta und Crinocheta funktionsfähige Komplexaugen verloren und es ist durchaus denkbar, daß ebenso Vorfahren der endogäisch lebenden und blinden Mesoniscidae unabhängig von anderen Oniscidea-Taxa ihre Augen völlig reduzierten. Ob vor dieser vollständigen Reduktion entsprechend des Synocheta-Grundplanes ein Stadium mit drei Ommatidien vorlag, ist nicht geklärt. Das Merkmal der Bildung von unpaaren Spermatophoren als Autapomorphie der ‚Mesoniscidae + Synocheta' erscheint ebenfalls etwas zweifelhaft und sollte deshalb exakter dokumentiert werden. Tabacaru & Da-

NIELOPOL (1996) weisen in der Formulierung des Merkmals selbst schon auf eine mögliche konvergente Entstehung einer unpaaren Spermatophore hin. Die Bildung der aus zwei Komponenten bestehenden Spermatophore der Mesoniscidae ist auf eine Aneinanderlagerung von ursprünglich zwei Spermatophoren zurückzuführen, welche aus eng benachbarten Gonoporen der stark verkürzten Genitalpapille austreten. Jene der Synocheta entsteht dagegen infolge der bei dieser Gruppe auftretenden Fusion beider Samenleiter zumeist in der distalen Hälfte der verhältnismäßig langen Genitalpapille. Es bleibt fraglich, ob diese schon von VANDEL (1957) beschriebenen Befunde ausreichen, die Bildung einer unpaaren Spermatophore bereits für eine mögliche gemeinsame Stammart der Mesoniscidae und Synocheta anzunehmen. Das dritte Merkmal jedoch, das TABACARU & DANIELOPOL (1996) anführen, erweist sich nach Überprüfung als zuverlässig. Im Grundplan der Oniscidea tragen die Pereiopoden am Dactylus zwei Krallen, von welchen die proximale stets schwächer entwickelt ist und häufig einer kräftigen Borste gleicht. Diese proximale Kralle fehlt den Vertretern der Mesoniscidae und Synocheta, tritt jedoch bei allen anderen Oniscidea-Taxa auf. Leider handelt es sich wie beim ersten Argument beider Autoren um ein Reduktionsmerkmal das nur begrenzte Aussagekraft besitzt, da eine mögliche Konvergenz nicht zu widerlegen ist.

SCHMALFUSS (1989) und WÄGELE (1989) befürworten als alternative Hypothese ein Schwestergruppenverhältnis der Synocheta und Crinocheta. WÄGELE (1989: 115) begründet dies durch seine Merkmale 14–17, von welchen jedoch nur das Argument 15, die „mediane Verwachsung der männlichen Genitalpapillen", Aussagekraft besitzt. Eine „Reduktion der Fiederborsten an den Pleopoden" (Merkmal 14 in WÄGELE 1989) stellt kein durchgängiges Merkmal dar, weil Vertreter aus untergeordneten Taxa zumindest der Crinocheta (*Olibrinus, Armadilloniscus, Deto*) Fiederborsten an den Pleopoden tragen. Die Verwendung des Merkmales „Verlängerung des Pleopoden-Endopoditen I der Männchen" als Synapomorphie der Synocheta und Crinocheta ist bislang ebenfalls nicht ausreichend begründet. Das Argument erscheint fraglich und sollte überprüft werden, da bei vermeintlich basalen Vertretern der Synocheta (zum Beispiel *Brackenridgia bridgesi* in VANDEL 1965b) eine derartige Umbildung allenfalls andeutungsweise auftritt und weil sich deren Endopodite I von jenen der Mesoniscidae nur geringfügig unterscheiden (Merkmal 16 in WÄGELE 1989 und Merkmal 61 in ERHARD 1995a). Schließlich inserieren in den Grundplänen der Synocheta und Crinocheta die Uropoden-Endopoditen nicht an den medialen Seiten der Protopodite (Merkmal 17 in WÄGELE 1989), sondern noch terminal wie im Oniscidea-Grundplan, was basale Vertreter beider Gruppierungen deutlich zeigen (*Cantabroniscus, Papuaphiloscia, Anchiphiloscia*, siehe Kap. 3.4.).

Somit verbleibt für diese zweite Verwandtschaftshypothese das auch von SCHMALFUSS (1989) und ERHARD (1995a) vorgeschlagene Merkmal **2c**, der Besitz einer vollständig verwachsenen Genitalpapille der Männchen, gegenwärtig als einzige mögliche Synapomorphie der Synocheta und Crinocheta. Allerdings besitzen auch die Mesoniscidae ein unpaares Genitalpapillenrudiment, das jedoch im Unterschied zu den Verhältnissen der Synocheta und Crinocheta an seiner Dorsalseite sehr deutliche Spuren einer Paarigkeit aufweist (Abb. 4). Nur die Vollständigkeit der Verwachsung der ursprünglich paarigen Genitalpapillen kann deshalb als Synapomorphie der Synocheta und Crinocheta Verwendung finden.

Es bleibt anzumerken, daß gegenwärtig keine Argumente zur Verfügung stehen, die eine nahe Verwandtschaft der Mesoniscidae mit den Crinocheta begründen

könnten. Die Merkmalsanalyse verdeutlicht außerdem, daß aufgrund des Mangels an aussagekräftigen Argumenten die Schwestergruppe der Mesoniscidae innerhalb der Orthogonopoda (sensu Tabacaru & Danielopol 1996) nicht mit Bestimmtheit zu benennen ist! Trotzdem wird hier unter Verwendung des Positivmerkmals 2c vorläufig an der in Schmalfuss (1989), Wägele (1989) und Erhard (1995a) vertretenen Hypothese festgehalten und die Monophylie einer Gruppe ‚Synocheta + Crinocheta' postuliert. Dieser gewagte Schritt soll zum einen verdeutlichen, daß die von Tabacaru & Danielopol (1996) vertretene Hypothese zwar richtig sein kann, jedoch nicht abgesichert ist und zum anderen soll die phylogenetische Diskussion und die Suche nach aussagekräftigeren Merkmalen dadurch angeregt werden.

Die diskutierten Hypothesen können überprüft und möglicherweise gefestigt werden, wenn präzisere Angaben zum Synocheta-Grundplan vorliegen. So kann eine für die Synocheta noch ausstehende Bestimmung der Ausprägungen von Merkmalen der inneren Pleon-Anatomie (5, 12R, 15, 21R, 26, 53, 68, 74, 75 und 78, siehe Abb. 35) zusätzliche Argumente zur Verwandtschaftsanalyse innerhalb der Oniscidea liefern.

Von den fünf Hauptgruppen der Landisopoden können momentan die Tylidae, Mesoniscidae und Crinocheta durch eine Reihe stichhaltiger Argumente sehr gut als monophyletische Gruppen ausgewiesen werden (siehe Abb. 36). Problematisch hingegen ist der Monophylie-Nachweis der Familie Ligiidae, der gegenwärtig nur durch zwei Reduktionsmerkmale (**25R, 77R**) geführt werden kann, die teilweise auch konvergent bei anderen Gruppen auftreten. Auch lassen sich die Synocheta nur durch ein einziges stichhaltiges Merkmal **62** begründen, das die Verschmelzung der Gonoducte in der männlichen Genitalpapille beschreibt. Das von Wägele (1989) und Tabacaru & Danielopol (1996) genannte Merkmal eines zweigliedrigen Pleopoden-Endopoditen I der Männchen trifft als Autapomorphie der Gruppe vermutlich nicht zu, da verschiedene Vertreter der Synocheta (zum Beispiel *Brackenridgia, Cantabroniscus, Typhlotricholigioides*) wie im Landassel-Grundplan eingliedrige Pleopoden-Endopodite I tragen. Auch bestehen die Geißelglieder der zweiten Antenne bei den Synocheta nicht aus undeutlich abgesetzten Gliedern wie von Tabacaru & Danielopol (1996) gefordert, sondern sind wie bei den übrigen Oniscidea-Taxa deutlich voneinander getrennt, was rasterelektronenoptische Aufnahmen belegen.

Die hier vorgestellten Untersuchungsergebnisse und die als Arbeitshypothese aufzufassende Stammbaum-Rekonstruktion lassen die Monophylie einer Gruppe ‚Mesoniscidae + Synocheta + Crinocheta' plausibel erscheinen. Gleichzeitig verdeutlichen sie, wie wenig gesicherte Aussagen zur Phylogenie der Oniscidea gemacht werden können und mit welcher Vorsicht Rekonstruktionen der Stammesgeschichte zu bewerten sind.

5. Dank

Herrn Dr. H. Schmalfuss (SMNS) danke ich für zahlreiche sachliche Diskussionen, die kritische Durchsicht des Manuskriptes und die Bereitstellung von Isopoden-Material. Herrn Prof. Dr. W. Maier (Zoologisches Institut, Universität Tübingen) möchte ich für die Bereitstellung des histologischen Labors am Institut für Spezielle Zoologie der Universität Tübingen und die Möglichkeit zur Anfertigung von mikroskopischen Schnittserien danken. Mein Dank gilt ferner Frau S. Leidenroth (SMNS) und Herrn H. Schoppmann (Zoologisches Institut, Universität Tübingen) für die Anfertigung der rasterelektronenoptischen Aufnahmen. Für die Überlassung von in vorliegender Arbeit berücksichtigtem Isopoden-Material danke

ich Miss A. J. A. Green (Launceston) sowie den Herren Th. Meyer (Tübingen) und A. Staniczek (Tübingen).

6. Literatur

Brusca, R. C. & Wilson, G. D. F. (1991): A phylogenetic analysis of the Isopoda with some classificatory recommendations. – Mem. Queensland Mus. **31**: 143–204; Brisbane.

Cannon, H. G. (1937): A new biological stain for general purposes. – Nature **139**: 549; London.

Erhard, F. (1995a): Vergleichend- und funktionell-anatomische Untersuchungen am Pleon der Oniscidea (Crustacea, Isopoda). Zugleich ein Beitrag zur phylogenetischen Systematik der Landasseln. – Zoologica **145**: 114 pp.; Stuttgart.

– (1995b): Untersuchungen am Skelet-Muskel-System des Landasssel-Pleon (Isopoda, Oniscidea). Ein Beitrag zur phylogenetisch-systematischen Stellung der Familie Mesoniscidae. – Verh. dt. zool. Ges. **88.1**: 144; Stuttgart, Jena & New York.

Ferrara, F. & Taiti, S. (1986): Validity of the genus *Anchiphiloscia* Stebbing, 1908 (Crustacea Isopoda Oniscidea). – Monitore zool. ital (N. S.) (Suppl.) **21**: 149–167; Florenz.

Green, A. J. A. (1961): A study of Tasmanian Oniscoidea (Crustacea: Isopoda). – Aust. J. Zool. **9**: 258–365; Melbourne.

– (1966): Notes on species of *Actaecia* Dana (Isopoda, Oniscoidea) from Tasmania and New Zealand. – Pap. Proc. R. Soc. Tasm. **100**: 67–69; Hobart.

Gruner, H.-E. (1953): Der Rollmechanismus bei kugelnden Landisopoden und Diplopoden. – Mitt. zool. Mus. Berl. **29**: 148–179; Berlin.

Gruner, H. E. & Tabacaru, I. (1963): Revision der Familie Mesoniscidae Verhoeff, 1908 (Isopoda, Oniscoidea). – Mitt. zool. Mus. Berl. **42**: 15–34; Berlin.

Hennig, W. (1966): Phylogenetic systematics. – 263 pp.; Urbana, Chicago & London (Univ. Illinois Press).

Hoese, B. (1982): Morphologie und Evolution der Lungen bei den terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). – Zool. Jb. (Abt. Anat.) **107**: 396–422; Jena.

Kensley, B. (1974): Aspects of the biology and ecology of the genus *Tylos* Latreille. – Ann. S. Afr. Mus. **65**: 401–471; Kapstadt.

Krauter, D. (1980): Ein rasch arbeitendes, schonendes Mazerationsmittel für Chitinpräparate: Diäthylentriamin. – Mikrokosmos **69**: 395–397; Stuttgart.

Kümmel, G. (1984): Fine-structural investigations of the pleopodal endopods of terrestrial isopods with some remarks on their function. – Symp. zool. Soc. Lond. **53**: 77–95; London.

Lewis, F. & Green, A. J. A. (1994): Four new species of Actaeciidae (Isopoda: Oniscidea) from Australia, with a review of the family. – Invertebr. Taxon. **8**: 1421–1442; Melbourne.

Schmalfuss, H. (1974): Skelett und Extremitäten-Muskulatur des Isopoden-Cephalothorax. Ein Beitrag zur Klärung von Phylogenie und Systematik der incertae-sedis-Familie Tylidae (Crustacea). – Z. Morph. Tiere **78**: 1–91; Berlin.

– (1989): Phylogenetics in Oniscidea. – Monitore zool. ital. (N. S.), Monogr. **4**: 3–27; Florenz.

Schultz, G. A. (1983): Two species of *Tylos* Audouin from Chile, with notes on species of *Tylos* with three flagellar articles (Isopoda: Oniscoidea: Tylidae). – Proc. biol. Soc. Wash. **96**: 675–683; Washington.

Tabacaru, I. & Danielopol, D. L. (1996): Phylogénie des isopodes terrestres. – C. R. Acad. Sci. Paris (Sér. III) **319**: 71–80; Paris.

Tait, J. (1917): Experiments and observations on Crustacea. Part IV. Some structural features pertaining to *Glyptonotus*. – Proc. R. Soc. Edinb. **37**: 246–303; Edinburgh.

Taiti, S. & Ferrara, F. (1991): Terrestrial Isopods (Crustacea) from the Hawaiian Islands. – Bishop Mus. Occas. Pap. **31**: 202–227; Honolulu.

Vandel, A. (1952): Les Trichoniscides (crustacés – isopodes) de l'hémisphère austral. Leur place systématique, leur intérêt biogéographique. – Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris (A. Zool.) **6**: 1–116; Paris.

– (1957): Sur la constitution et la genèse des différents types d'apophyses genitales chez les Crustacés Isopodes. – C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. **245**: 2160–2163; Paris.

– (1962): Isopodes terrestres (2. partie). – Faune de Fr. **66**: 515 pp.; Paris.
– (1965a): Sur l'existence d'oniscoïdes très primitifs menant une vie aquatique et sur le polyphylétisme des isopodes terrestres. – Annls Spéléol. **20**: 489–518; Paris.
– (1965b): Les „Trichoniscidae" cavernicoles (Isopoda terrestria; Crustacea) de l'Amérique du Nord. – Annls Spéléol. **20**: 347–389; Paris.
WÄGELE, J. W. (1982): Ultrastructure of the pleopods of the estuarine isopod *Cyathura carinata* (Crustacea: Isopoda: Anthuridea). – Zoomorphology **101**: 215–226; Berlin.
– (1989): Evolution und phylogenetisches System der Isopoda. Stand der Forschung und neue Erkenntnisse. – Zoologica **140**: 262 pp.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. FRIEDHELM ERHARD, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 539	8 S.	Stuttgart, 15. 7. 1996

QH
5
S932
NH

Two New Species of the Genus *Lachnothorax* Motschoulsky from the Philippines (Insecta: Coleoptera: Carabidae: Odacanthinae)

By Martin Baehr, München

SMITHSONIAN
APR 4 1997
LIBRARIES

With 5 figures

Summary

Lachnothorax philippinus **n. sp.** and *L. inornatus* **n. sp.** from the Philippine Islands Leyte and Luzon, respectively, are described and compared with the two known Oriental species of this genus. Both species are more closely related to each other than to either the extra-Philippine species *L. biguttatus* Motschoulsky and *L. tokkia* Gestro, and they are presumably derived from the same ancestor.

Zusammenfassung

Lachnothorax philippinus **n. sp.** und *L. inornatus* **n. sp.** von Leyte und Luzon (Philippinen) werden beschrieben und mit den beiden bisher aus der orientalischen Region bekannten Arten der Gattung verglichen. Die beiden neuen Arten sind näher miteinander verwandt als mit den nicht auf den Philippinen vorkommenden, aber sonst weit verbreiteten Arten *L. biguttatus* Motschoulsky und *L. tokkia* Gestro. Sie gehen daher vermutlich auf einen gemeinsamen Vorfahren zurück.

1. Introduction

Within a sample of carabid beetles collected by W. Schawaller from Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart on the island of Leyte in the Philippines and kindly submitted for identification I found a small series of odacanthine beetles that superficially look rather similar to the common Oriental *Lachnothorax biguttatus* Motschoulsky, but are very different in certain characters when examined in detail. Indeed, they are in some respects more similar to certain African species of this genus than to the two Oriental species known hitherto. During comparative examination of the indeterminated odacanthine material of the Museum Frey, München, I found an additional specimen from the Philippine Island of Luzon that is rather similar to the new species mentioned above, though differs in certain respects and represents another new species. Both new species are herein described and compared with the known Oriental species *L. biguttatus* Motschoulsky and *L. tokkia* Gestro.

2. Abbreviations

CBM	Collection M. Baehr, München;
FMT	Museum G. Frey, München;
SMNS	Staatlichem Museum für Naturkunde, Stuttgart;
>	longer or greater than;
<	shorter or smaller than.

3. Measurements

Measurements have been made under a stereo microscope by use of an ocular micrometer. Length has been measured from tip of labrum to apex of elytra, therefore, measurements may slightly differ from those in the literature. For the length/width ratio of elytra length has been measured from the transverse furrow across the base near the apex of the scutellum.

4. Acknowledgments

I am greatly indebted to Dr. W. Schawaller (Stuttgart) and Dr. G. Scherer (München) for the kind loan of the samples.

5. Genus *Lachnothorax* Motschoulsky

Motschoulsky, 1862: 48; Csiki 1932: 1542; Liebke 1938: 103; Jedlicka 1963: 503.

An extensive diagnosis of the genus was given by Liebke (1938). Hence, only some important characters of the genus are mentioned. *Lachnothorax* is characterized by the following main diagnostic character states: absence of a carina medially of the eyes; entire 4th tarsomeres; rather globular pronotum and stout, rather quadrate elytra; presence of dense and elongate, erect pilosity on whole surface; presence of rows of erect setae on all odd intervals; presence of one or more light spot(s) near the apex of the elytra – the last character, however, does not prove correct for one of the new species described herein.

Most species, at least both known Oriental ones, are widespread and rather common and are commonly collected at light. They occur perhaps on the ground near water.

5.1. Key to the Oriental species of the genus *Lachnothorax* Motschoulsky

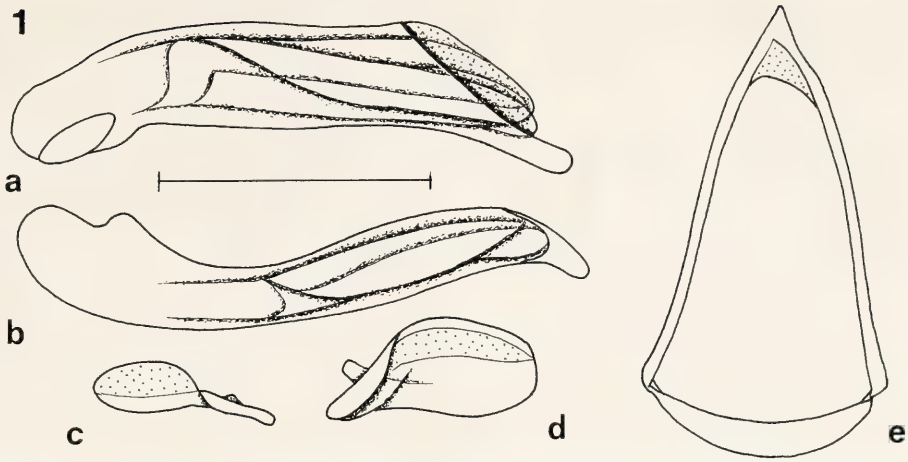
1 Puncturation of the elytra very coarse, punctures wider than the space between them, pilosity very elongate; apical elytral spot oblique, either oval or a narrow stripe; prothorax less globose, > 1.35x as long as wide; head posteriorly more triangular **2**

– Puncturation of the elytra far less coarse, punctures considerably smaller than the space between them, pilosity much shorter; apical elytral spot either circular or absent; prothorax globose, <1.2x as long as wide; head posteriorly markedly convex. Philippines. . **3**

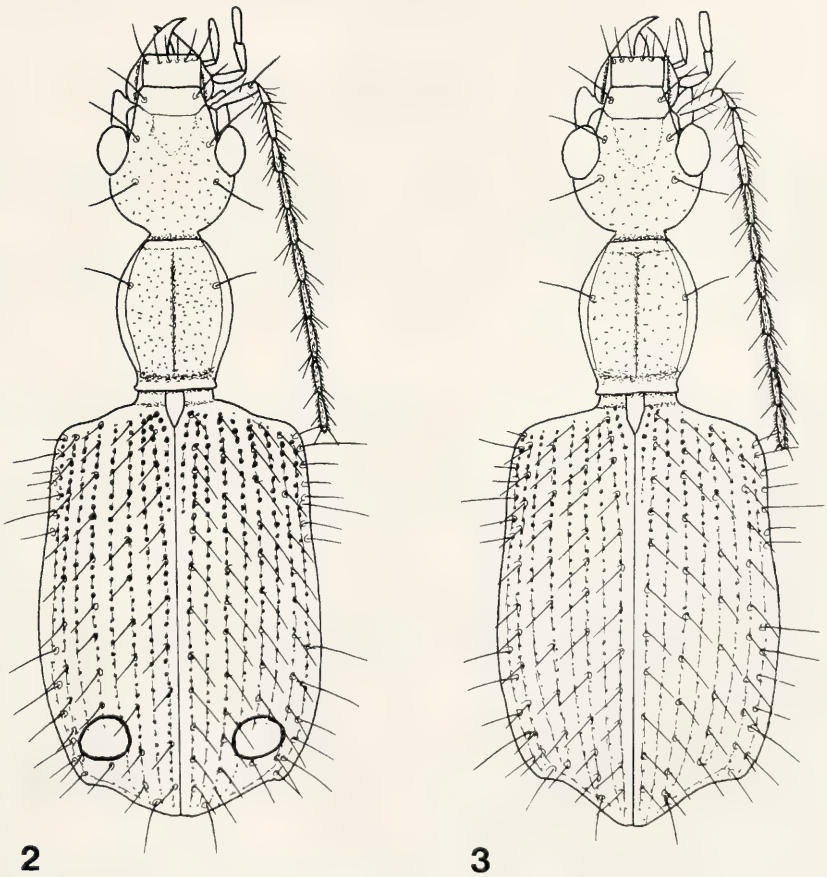
2 Puncturation of the elytra coarser; elytra at apex with a narrow, oblique stripe; prothorax slightly longer. Malaysia, Sumatra, Java, Celebes, New Guinea . . . . ***tokkia*** Gestro

– Puncturation of the elytra slightly less coarse; elytra at apex with an oval spot; prothorax slightly shorter, more globose. Southern-Asia including Ceylon and the Greater Sunda Islands . . . . . ***biguttatus*** Motschoulsky

3 Elytra with a circular light spot at apex; tibiae with yellow median ring; intervals distinctly punctate; erect setae on odd intervals conspicuous, elongate; anterior third of elytra with a deep transverse impression; aedeagus slightly less curved. Leyte . . ***philippinus* n. sp.**



Figs 1a–e. *Lachnothorax biguttatus* Motschoulsky; ♂ genitalia. – a. Aedeagus, left side. – b. aedeagus, lower surface; – c. right paramere; – d. left parameter; – e. genital ring. – Scale: 0.5 mm.



Figs 2–3. Habitus. – 2. *Lachnothorax philippinus* n. sp.; – 3. *L. inornatus* n. sp. – Lengths: 5.75 mm; 6.25 mm.

– Elytra unspotted; tibiae unicolourous dark; intervals barely punctate; erect setae on odd intervals short, difficult to detect; anterior third of elytra with a shallow transverse impression; aedeagus more distinctly curved. Luzon . . . . . *inornatus* **n. sp.**

5.2. *Lachnothorax biguttatus* Motschoulsky (Figs 1a–e)

Lachnothorax biguttatus Motschoulsky, 1862, p. 50; Csiki 1932, p. 1542; Liebke 1938, p. 104; Jedlicka 1963, p. 503.

Examined material (c. 30). I have seen a rather large series from different parts of Thailand and single specimens form central India and from Borneo.

For comparison the ♂ genitalia of this widespread Oriental species are described and figured.

♂ genitalia (Figs 1a–e). Genital ring triangular with acute apex. Aedeagus elongate, though shorter than in related species, markedly sinuate, base >45° twisted, ventral surface gently bisinuate, apex fairly elongate, rather turned laterally. Internal sac without any sclerotized parts, with two large folds. Both parameres with the upper part little sclerotized.

5.3. *Lachnothorax philippinus* **n. sp.** (Figs 2, 4a–e)

Holotype (♂): Philippines: Leyte SW Abuyog, 28. II. 1991 river bank leg. Schawaller, Trautner & Geigenmüller (SMNS).

Paratypes: 3 ♂♂, 4 ♀♀, same data (CBM, SMNS).

Diagnosis: Distinguished from the described Oriental species by much finer puncturation and shorter pilosity of the elytra, presence of a small, circular elytral spot, short, globose prothorax, and large, posteriorly markedly convex head; and further from the closely related *L. inornatus* n. sp. by presence of the apical elytral spot, tibiae with a yellow ring, distinct erect setae on the odd intervals of the elytra, and a deep transverse depression in anterior third of elytra.

Description: Measurements. Length: 5.50–6.15 mm. Ratios: Width head/prothorax: 1.26–1.30; length/width of prothorax: 1.09–1.20; length/width of elytra: 1.40–1.56.

Colour. Black, elytra near apex with a small, circular, whitish or light yellowish spot. 1st antennomere, palpi and mandibles dark piceous. Legs black, basal third of femora and a wide central ring on tibiae light, tarsi dark piceous.

Head. Large, convex, with the large, protruding eyes situated at the widest part. Orbits rather elongate, almost 1.5x as long as lenght of eye, regularly convex. Base of head narrow, sharply incised shortly in front of base. Clypeus barely separated from frons. Frons anteriorly with a pair of deep, irregular grooves, middle of frons rather irregularly grooved. Inner border of eye not margined. Eye large, convex. Posterior supraorbital seta situated slightly behind the posterior margin of the eye. Labrum anteriorly straight. Palpi elongate, apex of terminal segment obtuse. Mandibles rather elongate, acute, anteriorly evenly curved. Antenna moderately elongate, surpassing the shoulders by about two antennomeres, median antennomeres c. 3x as long as wide. 1st–3rd antennomeres with additional setae, but without short pilosity. Dorsal surface of head without microreticulation, glossy, though coarsely and rather sparsely punctate and with long, hirsute pilosity.

Prothorax. Short, wide, globose, little longer than wide, dorsally and laterally markedly rounded. Base with a deep transverse furrow. Lateral border distinct, though obliterated near base. Median line distict, slightly impressed. One lateral

marginal seta situated near lateral border slightly behind anterior third. Surface including episterna without microreticulation, but coarsely, rather irregularly punctate, and with elongate, hirsute pilosity, fairly glossy.

Elytra. Short and wide, rather quadrate, dorsally comparatively depressed, with a deep transverse impression in anterior third. Shoulders rectangular, though obtuse, base in front of shoulders little oblique, lateral margin evenly, though rather feebly rounded, faintly sinuate in anterior third, apex oblique, distinctly excised near lateral apical angles. Lateral apical angles prominent, rounded. Striae coarsely punctate, slightly impressed, though punctures much smaller than distance between them. Puncturation weaker near apex. Intervals with fine, rather irregular puncturation. Odd intervals with numerous elongate, erect setae. All intervals with rather dense, hirsute, only slightly inclined pilosity. Surface without microreticulation, rather glossy. Winged.

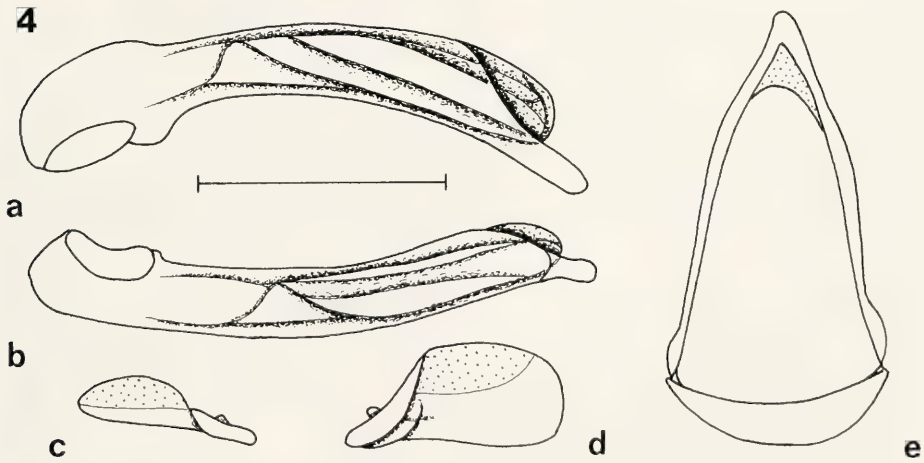
Lower surface. Whole lower surface punctate and hirsute. Metepisternum elongate, >2x as long as wide. All sternites with several tactile setae that are difficult to detect within the hirsute pilosity. Terminal sternite in male bisetose, in female 3–5 setose.

Legs. Elongate. Uper surface of tarsi with sparse, though elongate pilosity. 1st–3rd tarsomeres of ♂ anterior tarsus slightly asymmetrically clothed with adhesive hairs.

♂ gentialia (Figs 4a–e). Genital ring triangular with obtuse apex. Aedeagus very elongate, moderately sinuate, base little twisted, ventral surface evenly concave, apex fairly elongate, almost straight. Internal sac without any sclerotized parts, with two large folds. Both parameres with the upper part little sclerotized.

♀ genitalia. Stylomere 1 at base with a row of c. 7–8 elongate setae. Stylomere 2 moderately elongate, strongly curved and rather hollowed, with moderately elongate, obtuse apex, with two, rarely unilaterally one, elongate ventral ensiform setae, one large dorsal ensiform seta, and one nematiform seta originating from a groove.

Variation. Little variation noted.



Figs 4a–e. *Lachnothorax philippinus* n. sp.; ♂ genitalia. – For legend see Fig. 1. – Scale: 0.5 mm.

Distribution: Philippines: Leyte. Known only from type locality.
Habits: According to the labels collected on „river bank".

Etymology: The name refers to the ocurrence on the Philippine Islands.

Relationships: L. *philippinus* n. sp. is rather remotely related to both described Oriental species, and superficially it is even rather more similar to certain African species. This is perhaps mainly due to the far less coarse puncturation of the elytral striae in *L. philippinus* n. sp. The dense, though rather short pilosity of the elytra, however, links it to the mentioned Oriental species. *L. philippinus* is closely related to the other Philippine species *L. inornatus* n. sp. and certainly both species have been derived from a common ancestor. Further exploration will reveal the actual distribution of the new species, especially whether it is more widely distributed in the Philippine Islands or not.

5.4. *Lachnothorax inornatus* **n. sp.** (Figs 3, 5a–e)

Holotype (♂): Luzon Bangued. I. 1970 leg. P. Schmitz (FMT).

Diagnosis: Distinguished from the other described Oriental species by much finer puncturation and shorter pilosity of the elytra, unspotted elytra, short, globose prothorax, and large, posteriorly markedly convex head; and further from the closely related *L. philippinus* n. sp. by unicolourous tibiae, inconspicuous erect setae on the elytra, and the shallow transverse depression in anterior third of elytra.

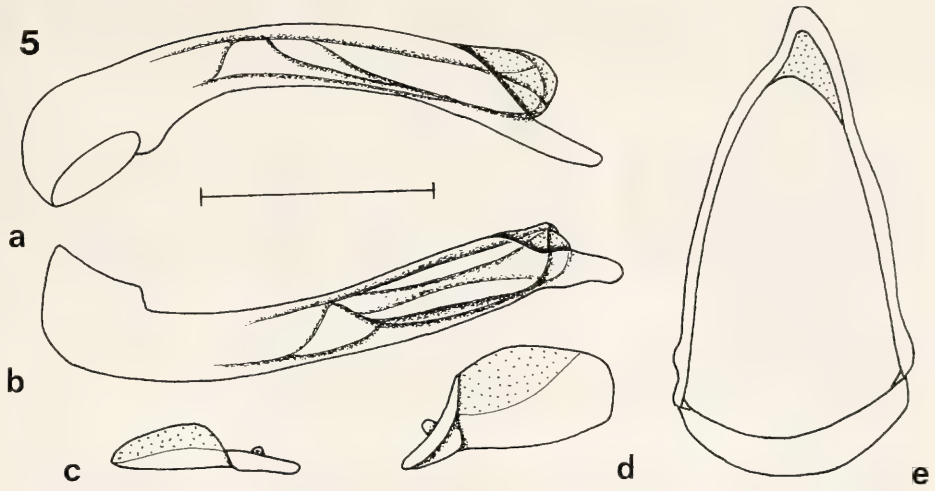
Description: Measurements. Length: 6.25 mm. Ratios: Width head/prothorax: 1.40; length/width of prothorax: 1.14; length/width of elytra: 1.57.

Colour. Uniformly black, only mouth parts, basal antennomeres, and tarsi dark piceous.

Head. Very large, convex, with the large, protruding eyes situated at the widest part. Orbits moderately elongate, c. 1.25x as long as length of eye, regularly convex. Base of head narrow, sharply incised shortly in front of base. Clypeus barely separated from frons. Frons anteriorly with a pair of deep, irregular grooves, middle of frons rather irregularly grooved. Inner border of eye not margined. Eye very large, convex. Posterior supraorbital seta situated at level of posterior margin of eye. Labrum anteriorly straight. Palpi elongate, apex of terminal segment obtuse. Mandibles rather elongate, acute, anteriorly evenly curved. Antenna moderately elongate, surpassing the shoulders by about two antennomeres, median antennomeres c. 3x as long as wide. 1st–3rd antennomeres with additional seta, but without short pilosity. Dorsal surface of head without microreticulation, glossy, though rather coarsely and fairly sparsely punctate and with long, hirsute pilosity.

Prothorax. Short, wide, globose, little longer than wide, dorsally and laterally markedly rounded. Base with a deep transverse furrow. Lateral border distinct, though obliterated near base. Median line distinct, slightly impressed. One lateral marginal seta situated near lateral border well behind anterior third. Surface including episterna without microreticulation, but moderately coarsely, rather irregularly punctate, and with elongate, hirsute pilosity, fairly glossy.

Elytra. Short and wide, rather quadrate, dorsally comparatively depressed, with a shallow transverse impression in anterior third. Shoulders distinct, base in front of



Figs 5a–e. *Lachnothorax inornatus* n. sp.; ♂ genitalia. – For legend see Fig. 1. – Scale: 0.5 mm.

shoulders little oblique, lateral margin evenly rounded, faintly sinuate in anterior third, apex very oblique, deeply excised near lateral apical angles. Lateral apical angles prominent, rounded. Striae moderately coarsely punctate, slightly impressed, punctures much smaller than distance between them. Puncturation weaker near apex. Intervals with fine, rather irregular puncturation. Odd intervals with numerous moderately elongate, erect setae that are difficult to detect within the hirsute pilosity. All intervals with rather dense, hirsute, only slightly inclined pilosity. Surface without microreticulation, glossy. Winged.

Lower surface. Whole lower surface punctate and hirsute. Metepisternum elongate, c. 2x as long as wide. All sternites with several tactile setae that are difficult to detect within the hirsute pilosity. Terminal sternite in male bisetose.

Legs. Elongate. Upper surface of tarsi with sparse, though elongate pilosity. 1st–3rd tarsomeres of ♂ anterior tarsus slightly asymmetrically clothed with adhesive hairs.

♂ genitalia (Figs 5a–e). Genital ring triangular with obtuse apex. Aedeagus very elongate, little sinuate, base twisted for almost 45°, ventral surface evenly concave, apex elongate, almost straight. Internal sac without any sclerotized parts, with two large folds. Both parameres with the upper part little sclerotized.

♀ genitalia. Unknown.

Variation. Unknown.

Distribution: Philippines: Luzon. Known only from type locality.

Habits: Unknown.

Etymology: The name refers to the absence of the elytral spot and the uniformly dark tibiae.

Relationships: *L. inornatus* n. sp. is closely related to the other Philippine species *L. philippinus* n. sp. and certainly both species are derived from a common ancestor. In some characters, however, it seems more apomorphic than *L. philippi-*

nus: in particular in the absence of the elytra spot, the reduction of the transverse depression in the anterior third of the elytra, and in the far less conspicuous erect setae on the odd intervals.

6. Literature

Csiki, E. (1932): Coleopterorum Catalogus, pars **124**, Harpalinae VII: 1279–1598; Berlin (Junk).

Jedlicka, A. (1963): Monographie der Truncatipennen aus Ostasien. Lebiinae – Odacanthinae – Brachyninae (Coleoptera, Carabidae). – Ent. Abh. Mus. Tierkde, **28**: 269–579; Dresden.

Liebke, M. (1938): Denkschrift über die Carabiden-Tribus Colliurini. – Festschr. Embrik Strand, **4**: 37–141; Riga.

Motschoulsky, V. (1862): Etudes entomologiques, **11**: 1–55; Dresden.

Author's address:

Dr. Martin Baehr, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstr. 21, D-81247 München, Germany.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

QH
5
S932
NH

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 540	9 S.	Stuttgart, 15. 7. 1996

Zur Taxonomie der Uhus (Strigidae: *Bubo* spp.) im südlichen Südamerika

Taxonomy of Great Horned Owls (Strigidae: *Bubo* spp.) in Southern South America

SMITHSONIAN
APR 4 1997
LIBRARIES

Von Claus König, Stuttgart, Petra Heidrich
und Michael Wink, Heidelberg

Mit 6 Abbildungen und 1 Tabelle

Summary

Traylor (1958) has classified the different forms of *Bubo virginianus* in South America. He gave subspecific rank to the southernmost taxon *magellanicus*. Our investigations have shown, that the latter has to be seperated from the species *virginianus*, as it doubtless must be given specific rank. *Bubo magellanicus* is much smaller than true *virginianus* (e.g. spp. *nacurutu*), with rather small talons and a small bill. Beyond that the barring of the underside is finer. The most striking difference is being found in vocalizations: *B. magellanicus* and *B. virginianus* have totally different songs. The differences have been secured by DNA-evidence (PCR, DNA-sequences), as both species differ by nucleotide substitutions of 1.6%. Subspecific differences normally vary between 0 and 1% nucleotide substitutions.

Zusammenfassung

Traylor (1958) hat die verschiedenen Formen von *Bubo virginianus* in Südamerika klassifiziert. Dabei gab er der südlichsten (*magellanicus*) subspezifischen Rang. Unsere Untersuchungen erbrachten, daß letztere als selbständige Art von *B. virginianus* abzutrennen ist. *Bubo magellanicus* ist deutlich kleiner als *virginianus* (zum Beispiel die Unterart *nacurutu*), mit auffallend kleinen Füßen und kleinem Schnabel sowie kürzeren Federohren. Darüber hinaus ist die Unterseite feiner und enger gebändert. Der Hauptunterschied zwischen den beiden Arten liegt jedoch im stimmlichen Bereich: *B. magellanicus* und *B. virginianus* haben völlig unterschiedliche Gesänge. Die Unterschiede lassen sich durch die DNA-Untersuchungen (PCR, DNA-Sequenzierung) bestätigen, wobei die Basenunterschiede zwischen beiden Arten 1,6% betragen. Subspezies variieren normalerweise zwischen 0 und 1% Basenunterschieden.

Resumen

– Taxonomía de los Buhos (Strigidae: *Bubo* spp.) en el Sur le Sudamérica –

Traylor (1958) clasificaba las diferentes formas de *Bubo virginianus* en Sudamérica, dando caracter subespecífico a la forma más austral (*magellanicus*). Nuestras investigaciones com-

probaban que *magellanicus* tiene que ser separada de las demás formas de *virginianus* como espécie distinta. *Bubo magellianicus* es más pequeño que *virginianus* (p.e.ssp. *nacurutu*) con pies y pico notablemente mas peqeños y „orejas" más cortas. A parte de esto la parte ventral es barrada más fina y menos ancha. La mayor diferencia se encuentra sobre todo en las vocalizaciones: *B. magellianicus* y *B. virginianus* tienen cantos totalmente diferentes. Se puede comprobar dichas diferencias por investigaciones de la ADN (PCR, secuencias de la ADN), las diferencias de la substitución nucleotida siendo 1,6% entre las dos espécies. Entre subespécies la substitución nucleotida varia entre 0 y 1%.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Danksagung 3
3. Morphologische und bioakustische Vergleiche der Formen *magellanicus* und *nacurutu* 3
3.1. *Bubo magellanicus* (Lesson 1828). 3
3.2. *Bubo virginianus nacurutu* (Vieillot 1817) 5
4. Molekularbiologische Ergebnisse 5
5. Erörterung der Befunde 6
6. Literatur 8

1. Einleitung

Nach Amadon & Bull (1988) soll auf dem gesamten amerikanischen Kontinent nur eine einzige Uhu-Art vorkommen, die von Alaska bis Feuerland verbreitet ist: *Bubo virginianus*. Traylor (1958) hat Variationen und Rassenbildung bei dieser Spezies in Südamerika untersucht und kam dabei zu dem Schluß, daß der östlich der Anden lebende Uhu *Bubo virginianus nacurutu*, die in Patagonien, Chile sowie in den Anden von Feuerland bis Peru vorkommende Form dagegen *Bubo virginianus magellanicus* heißen müsse. In der Tat sind *nacurutu* und *magellanicus* deutlich verschieden. Beide unterscheidet rein äußerlich die deutlich verschiedene Fuß- und Schnabelgröße sowie die unterschiedlich enge Querbänderung der Unterseite. Es ist daher fragwürdig, die Uhus des südlichen Südamerika alle als Vertreter der Subspezies *nacurutu* anzusehen, wie dies meist geschieht (zum Beispiel Narosky & Yzurieta 1987).

Johnson & Goodall (1967) verwenden den Namen *magellanicus* für die Uhus von Chile und die angrenzenden Regionen von Argentinien und Peru, wobei sie allerdings Gmelin und nicht Lesson als Autor anführen. Nach Traylor (1958) muß jedoch Lesson als Autor der Erstbeschreibung angegeben werden. Fjeldså und Krabbe (1990) verwenden den Namen *magellanicus* für die kleine Form aus Patagonien und dem südlichen Andenbereich. Traylor beschränkte sich jedoch bei seiner Studie nur auf morphologische Merkmale und Maße. Stimmliche Äußerungen wurden nicht herangezogen.

Abgesehen davon, daß es überrascht, wenn eine Unterart aus der Sub-Antarktis und dem Hochgebirge kleiner sein soll, als Rassen aus wärmeren Klimaten (*magellanicus* ist geradezu ein Zwerg im Vergleich mit anderen Subspezies von *virginianus*!), so sind die Volksnamen in Argentinien und Chile sehr verschieden. Sie gehen auf indianische Ursprünge zurück und stellen somit zweifellos Lautmalereien dar. Der Uhu heißt in Argentinien „ñacurutú", in Chile „tucúquere". Der erste Name stammt aus der Indianersprache guaraní (Paraguay), der andere aus einer Sprache der patagonischen oder feuerländischen Indios. Vieles spricht dafür, daß die Volksnamen ihren Ursprung in der Verschiedenheit der Stimmen von *nacurutu* und *ma-*

gellanicus haben. Obwohl in den Ländern Argentinien und Chile die gleiche Sprache (spanisch) gesprochen wird, wurde von argentinischen Ornithologen der Name „ñacurutú" für den Uhu eingeführt, während die Chilenen den anderen Namen wählten, vermutlich weil die Stimme der chilenischen Form anders klingt.

Dies veranlaßte einen der Verfasser (C. K.), sich näher mit den Stimmen amerikanischer Uhus zu befassen. Der Verdacht auf stimmliche Verschiedenheit bestätigte sich in verblüffender Weise. Nachdem bei Eulen Lautäußerungen die wichtigsten interspezifischen Isolationsmechanismen sein dürften (König 1994; Heidrich, König & Wink 1995), muß es sich bei den Uhus des südlichen Südamerika um zwei verschiedene Arten handeln!

2. Danksagung

Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft, der Gesellschaft zur Förderung des Naturkundemuseums Stuttgart und dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart für Reisebeihilfen. Den Aerolíneas Argentinas, der Administración de Parques Nacionales, der Fundación Vida Silvestre Argentina und dem Museo Argentino de Ciencias Naturales „Bernardino Rivadavia" in Buenos Aires danken wir für mannigfache Hilfe. Herrn Oskar Lakus (Hambrücken) haben wir für seine Kooperation zu danken, vor allem dafür, daß wir von den bei ihm gehaltenen Uhus Blutproben entnehmen und Tonaufnahmen sowie Fotos machen durften. Herrn Dr. John William Hardy (Gainesville, Fla.) danken wir für die Genehmigung, eine Aufnahme von der Kassette „Voices of New World Owls" verwenden zu dürfen. Last not least gebührt unser Dank Frau Ingrid König (Ludwigsburg) für die Mitarbeit bei den bioakustischen Untersuchungen im Freiland.

3. Morphologische und bioakustische Vergleiche der Formen *magellanicus* und *nacurutu*

3.1. *Bubo magellanicus* (Lesson 1828)

Der Magellan-Uhu ist durch Kleinwüchsigkeit, relativ kleinen Schnabel (Culmen unter 43 mm) und verhältnismäßig kleine Füße gekennzeichnet. Darüber hinaus ist seine Unterseite sehr eng hell und dunkel quergebändert. Neben hellen Morphen mit viel Weiß, gibt es recht dunkle mit bräunlicher Grundfärbung.

Nach Traylor beträgt die Flügellänge bei 9 Männchen aus Chile und Argentinien durchschnittlich 329,0 mm (318–339 mm), bei 10 Weibchen aus der gleichen Region im Mittel 342,9 mm (330–358 mm). Vögel aus den Anden von Bolivien und Peru sind etwas größer (Flügel 351–380 mm). Die Schnabellänge (Culmen) beträgt bei 13 Männchen durchschnittlich um 38,0 mm (37–41 mm), bei 13 Weibchen im Mittel 39,3 mm (37–42 mm). Die Stücke der Stuttgarter Sammlung bewegen sich ebenfalls in diesem Rahmen.

Sieht man lebende Exemplare beider Arten nebeneinander, so fallen besonders die deutlich verschiedenen Schnabel- und Fußgrößen auf. Außerdem haben die Vögel unterschiedliche „Gesichter" und unterschiedlich lange „Federohren" (Abb. 1, 2). Schon diese äußeren Merkmale deuten auf spezifische Unterschiede hin.

Noch deutlicher werden diese, wenn man die Reviergesänge beider Arten vergleicht. Beide Geschlechter des Magellan-Uhus äußern einen Reviergesang, der nicht selten im Duett gebracht wird. Dieser besteht beim Männchen aus einem Doppelruf „wu-búh", an den ein leises Tremolo auf „o" angehängt wird: „wu-búh-worrrrr" (Abb. 3). Mit „Tucúquere" läßt sich diese Lautäußerung treffend umschreiben. Das Weibchen singt ähnlich, nur ist das Tremolo etwas länger. Einer der

Abb. 1. Paar von *Bubo magellanicus* (oben). Man beachte die relativ kurzen Federohren, die enge Querbänderung der Unterseite sowie den kleinen Schnabel und die relativ kleinen Füße. – Foto: C. König.

Abb. 2. Paar von *Bubo virginianus* (links ♂). Man beachte die großen Federohren, die grobe Querbänderung der Unterseite, den mächtigen Schnabel und die geradezu riesigen Füße. – Foto: C. König.

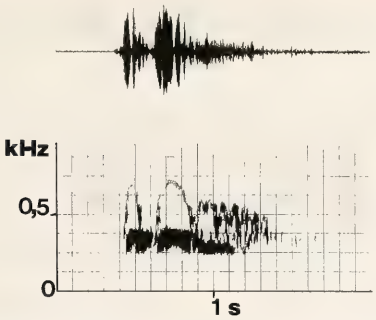


Abb. 3. Gesang eines männlichen *Bubo magellanicus*. Calafate, Prov. Santa Cruz, Argentinien; Oktober 1987. – Aufnahme: C. König.

Verfasser (C. K.) hörte diesen Gesang mehrfach bei Calafate am Lago Argentino in der argentinischen Provinz Santa Cruz. Die gleichen Gesangstrophen äußerten gekäfigte Vögel (die vermutlich aus Chile stammen) in der Eulenhaltung von Herrn O. Lakus.

3.2. *Bubo virginianus nacurutu* (Vieillot 1817)

Diese Unterart des Virginia-Uhus ist leicht größer als der Magellan-Uhu, mit auffallend großen Füßen und deutlich kräftigerem Schnabel. Die Querbänderung der Unterseite wirkt gröber mit weiteren Zwischenräumen. Schließlich hat der Virginia-Uhu einen „wilderen Gesichtsausdruck", welcher durch die langen Federohren und den mächtigen Schnabel besonders unterstrichen wird (Abb. 2).

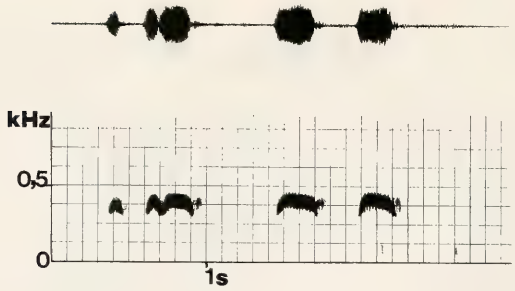
Nach Traylor (1958) beträgt die Flügellänge bei 15 Männchen durchschnittlich 341,4 mm (330–354 mm), bei 21 Weibchen 363,1 mm (340–376 mm). Der kräftige Schnabel mißt (Culmen) bei 14 Männchen im Mittel 45,6 mm (43–49 mm) und bei 20 Weibchen 48,8 mm (43–52 mm).

Männchen und Weibchen verfügen über einen Gesang, der häufig im Duett geäußert wird. Er klingt beim Männchen wie „wu-bubú buh buh", beim Weibchen wie „wu-bububú", dem nach einer kurzen Pause ein gedehntes „buh" folgt. Der erste Teil vom Gesang des Weibchens läßt sich nach seinem Rhythmus sehr schön mit „nja-curutú" umschreiben (Abb. 4, 5).

4. Molekularbiologische Ergebnisse

Die Sequenzanalyse des mitochondriellen Cytochrom b-Gens eignet sich zur Untersuchung der Phylogenie und Systematik von Vogelarten, deren Divergenzzeit nicht größer als ca. 20 Millionen Jahre ist (Avise, 1994). Wir haben diese Methode in unserem Labor bereits mehrfach zu Phylogeniestudien an Eulen, Greifvögeln, Möwen, Raubmöwen, Sturmtauchern und Kleindrosseln eingesetzt (Blechschmidt et alii, 1993; Heidrich & Wink, 1994; Heidrich et alii, 1995, a, b; Seibold et alii, 1993, 1995; Wink et alii 1994; Wink, Heidrich, Kahl, Witt & Ristow 1993; Wink, Heidrich & Ristow 1993; Wittmann et alii 1995).

Aus Blut- und Federproben von beiden Uhu-Arten wurde die Gesamt-DNA isoliert. Mittels der Polymeraseketten-Reaktion (PCR) wurde das mitochondrielle Cytochrom b-Gen amplifiziert und ein Teilstück von 960 Basenpaaren sequenziert



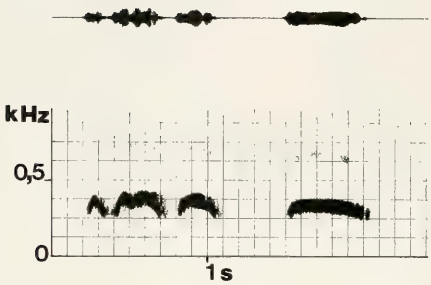


Abb. 4. Gesang eines männlichen *Bubo virginianus* (oben). Colorado, U.S.A. 13. 10. 1980. – Aufnahme J. T. Marshall (ARA-Records).
Abb. 5. Gesang eines weiblichen *Bubo virginianus*. Voliere O. Lakus (Hambrücken); März 1995. – Aufnahme C. König.

(Tab. 1) (methodisches Vorgehen wie in Heidrich et alii, 1995 a, b). Die Nucleotidsequenzen der beiden Taxa unterscheiden sich an 15 Positionen, was einer genetischen Distanz von 1,6% entspricht. Nach der Kalibrierung der molekularen Uhr nach Wilson (Wilson et alii, 1987) entsprechen 2% Nucleotidsubstitutionen bei mitochondriellen Genen einer Divergenzeit von ca. 1 Million Jahre; mit Vorsicht könnte man deshalb annehmen daß sich die beiden Uhuarten vor ca. 800 000 Jahren getrennt haben.

Beide Taxa sind offensichtlich Zwillingsarten , die aber bereits eine klare Differenzierung aufweisen. Unterschiede in ähnlicher Höhe haben wir bei Schrei- und Schelladler (*Aquila clanga – A. pomarina*) und dem Kaiseradler (*Aquila heliaca* und *A. adalberti*) gefunden (Seibold 1994, Seibold et alii im Druck), so daß wir auch hier davon ausgehen, daß es sich bei *B. magellanicus* und *B. virginianus* um „echte" Arten handelt, zumal, wie in dieser Arbeit aufgeführt, auch die morphologischen, akustischen und ökologischen Unterschiede auf denselben Sachverhalt hinweisen.

5. Erörterung der Befunde

Nachdem feststeht, daß bei Eulen stimmliche Äußerungen zu den wichtigsten interspezifischen Isolationsmechanismen gehören, vielleicht sogar die allerwichtigsten sind (König 1991, 1994; Heidrich, König & Wink 1995 a, b), liegt es sehr nahe, *Bubo magellanicus* als eine von *Bubo virginianus* verschiedene Art anzusehen. Die geneti-

Tabelle 1. Nucleotidsequenz des mitochondriellen Cytochrom b-Gens von *Bubo magellanicus* und *B. virginiaus*. – *Zeichenerklärung*: . = Base mit der von *Gallus g. domesticus* identisch.

```
Gallus g. domesticus TTTCGGCTCC CTATTAGCAG TCTGCCTCAT GACCCAAATC CTCACCGGCC TACTACTAGC
Bubo magellanicus    C......G.. ...C...G.A .......A.C AGTA...... A......... .C..C..T..
Bubo virginianus     C......G.. ...C...G.A .......A.C AGTA...... A......... .C..C.....

Gallus g. domesticus CATGCACTAC ACAGCAGACA CATCCCTAGC CTTCTCCTCC GTAGCCCACA CTTGCCGGAA
Bubo magellanicus    .GCA..T... .....T...T ..A....G.. ...TA.G... ...T.A.... .C.....A..
Bubo virginianus     .GCA..T... .....C...T ..A....... ...TA.G... ...T.A.... .C.....A..

Gallus g. domesticus CGTACAATAC GGCTGACTCA TCCGGAATCT CCACGCAAAC GGCGCCTCAT TCTTCTTCAT
Bubo magellanicus    .......... ........AC ....C..C.. ...T...... ..A....... .A..T.....
Bubo virginianus     .......... ........AC ....C..C.. ...T...... ..A....... .A........

Gallus g. domesticus CTGTATCTTC CTTCACATCG GACGAGGCCT ATACTACGGC TCCTACCTCT ACAAGGAAAC
Bubo magellanicus    ...C....A. ..A..T.... .......... G......... ..T...T.G. ....A.....
Bubo virginianus     ...C....A. ..A..T.... .......... G......... ..T...T.G. ....A.....

Gallus g. domesticus CTGAAACACA GGAGTAATCC TCCTCCTCAC ACTCATAGCC ACCGCCTTTG TGGGCTATGT
Bubo magellanicus    A......... ..C..C.... ....A..T.. C..T.....A ..T.....C. .T.....C..
Bubo virginianus     A......... ..C..C.... ....A..T.. C..T.....A ..T.....C. .T.....C..

Gallus g. domesticus TCTCCCATGG GGCCAAATAT CATTCTGAGG GGCCACCGTT ATCACAAACC TATTCTCAGC
Bubo magellanicus    C........A .......... .......... A..A.....C ..T..C.... .......G..
Bubo virginianus     C........A .......... .......... ...A.....C ..T..C.... .......G..

Gallus g. domesticus AATTCCCTAC ATTGGACACA CCCTAGTAGA GTGAGCCTGA GGGGGATTTT CAGTCGACAA
Bubo magellanicus    C..C...... G.C..C.... ....C..G.. A..G.....G .......... ....A..T..
Bubo virginianus     C..C...... G.C..C.... ....C..G.. A..G.....G ..C....... ....A..T..

Gallus g. domesticus CCCAACCCTT ACCCGATTCT TCGCTTTACA CTTCCTCCTC CCCTTTGCAA TCGCAGGTAT
Bubo magellanicus    ......G..A .....G..C. ....CC.... .......... .....CCT.. .T.....CC.
Bubo virginianus     ......G..A .....G..C. .T..CC.... .......... .....CCT.. .T.....CC.

Gallus g. domesticus TACTATCATC CACCTCACCT TCCTACACGA ATCAGGCTCA AACAACCCCC TAGGCATCTC
Bubo magellanicus    C..AC..... .....T.... T...C..... C......... ........A. ....A..CA.
Bubo virginianus     C..AC..... .....T.... T...C..... C......... ........A. ....A..TA.

Gallus g. domesticus ATCCGACTCT GACAAAATTC CATTTCACCC ATACTACTCC TTCAAAGACA TTCTGGGCTT
Bubo magellanicus    ...AA..... ..T.....C. ....C..... C....T.... A.A......G CC.....TC.
Bubo virginianus     ...AA..... ..T.....C. ....C..... C....T.... A.A......G CC.....TC.

Gallus g. domesticus AACTCTCATA CTCACCCCAT TCCTAACACT AGCCCTATTC TCCCCCAACC TCCTAGGAGA
Bubo magellanicus    TG.A..A... ...CT?..CC .AGC...C.. G...T..... .....T.C.. .A..C.....
Bubo virginianus     TG.A..A... ...CT...CC .AGC...C.. G...T..... .....T.C.. .A..C.....

Gallus g. domesticus CCCAGAAAAC TTCACCCCAG CAAACCCACT AGTAACCCCC CCACATATCA AACCAGAATG
Bubo magellanicus    .........T .....?.... .......C.. ...C.....T ..C..C.... .G........
Bubo virginianus     .........T .....?.... .......C.. ...C.....T ..C..C.... .G........

Gallus g. domesticus ATATTTTCTA TTCGCCTATG CCATCCTACG CTCCATCCCC AACAAACTTG GAGGTGTACT
Bubo magellanicus    ...C..C... ..C.....C. .......G.. ...A...... ..T.....A. ....A.....
Bubo virginianus     ...C..C... ..C.....C. .......... ...A...... ..T.....A. ....A.....

Gallus g. domesticus AGCCCTAGCA GCCTCAGTCC TCATCCTCTT CCTAATCCCC TTCCTCCACA AATCTAAACA
Bubo magellanicus    G........T .....C..A. .A..T..... .T..T....A C....A.... .G..C..G..
Bubo virginianus     G.....G..T .....C..A. .A..T..AC. T...G....A C....A.... .G..C..G..

Gallus g. domesticus ACGAACAATA ACCTTCCGAC CACTCTCCCA AACCCTATTC TGACTTCTAG TAGCCAACCT
Bubo magellanicus    ...TG..... ........C. .......... .CT...C... .....CT..A CCA.......
Bubo virginianus     ...TG..... ........C. .......... .CT...C... .....CT..A CCA.......

Gallus g. domesticus TCTTATCCTA ACCTGAATCG GAAGCCAACC AGTAGAACAC CCCTTCATCA TCATTGGCCA
Bubo magellanicus    A..G...... ..A...G.G. .C........ ......G... .......... .T..C.....
Bubo virginianus     A..G...... ..A...G.G. .C........ ......G... .......... .T..C.....
```

Abb. 6. Verbreitung von *Bubo magellanicus* (eng punktiert) und *Bubo virginianus* (locker punktiert) im südlichen Südamerika; nach Traylor (1958), etwas verändert. – Skizze C. König.

schen Distanzen bestätigen nicht nur diese Vermutung, sondern auch wiederum die Hypothese, daß stimmliche Äußerungen bei Eulen tatsächlich eine wesentliche Bedeutung für die Taxonomie haben.

Die Form *nacurutu* dürfte eine Subspezies von dem in Nord- und dem größten Teil Südamerikas verbreiteten *Bubo virginianus* repräsentieren. Diese kommt im südlichen Südamerika östlich der Anden vor, wo sie in der Provinz Buenos Aires ihre südliche Verbreitungsgrenze zu haben scheint.

Bubo magellanicus ist in Feuerland und Patagonien relativ häufig und vor allem in gebirgigem Gelände verbreitet. Dort lebt er sowohl in aufgelockerten Südbuchenbeständen (*Nothofagus*), als auch in felsigem Gelände. Nordwärts zieht sich seine Verbreitung auf der pazifischen Seite (Chile) sowie im zentralen (hochandinen) Bereich der Anden bis Peru, das heißt sie dürfte sich weitgehend mit dem von Traylor (1958) angegebenen Vorkommen von *magellanicus* decken (Abb. 6). Im östlichen Andenbereich könnte sich lokal die Verbreitung beider Arten überlappen, wobei *Bubo magellanicus* Felslandschaften zu bevorzugen scheint.

6. Literatur

Amadon, D. & J. Bull (1988): Hawks and owls of the world. An annotated list of species. – Proc. west. Found. Vertebr. Zool. **3** (4): 269–273; Los Angeles.

Avise, A. J. (1994): Molecular markers, natural history and evolution. – 511 pp.; New York (Chapman & Hall).

Blechschmidt, K., H. U. Peter, J. de Korte, M. Wink, I. Seibold & A. J. Helbig (1993): Ergebnisse zur molekularen Systematik der Raubmöwen (Stercorariidae). – Zool. Jb. (Ab. Syst.) **120**: 379–387; Jena.

Fjeldså, J. & N. Krabbe (1990): Birds of the High Andes. – 892 pp.; Copenhagen.

Hardy, J. W., B. B. Coffey & G. B. Reynard (1988): Voices of the New World Owls. – ARA-Records, Nr. 16; Gainesville, Fla. [Tonkassette]

HEIDRICH, P., C. KÖNIG & M. WINK (1995a): Bioakustik, Taxonomie und molekulare Phylogenie der amerikanischen Sperlingskäuze (Strigidae: *Glaucidium* spp.). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A.) Nr. 534: 1–47; Stuttgart.

– & – (1995 b): Molecular phylogeny of South American Screech Owls of the *Otus atricapillus* complex (Aves: Strigidae) inferred from nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. – Z. Naturforsch. (Biosciences) **50 c**: 294–302; Tübingen.

HEIDRICH, P. & M. WINK (1994): Tawny Owl (*Strix aluco*) and Hume's Owl (*Strix butleri*) are distinct species: Evidence from nucleotide sequences of the cytochrome b gene. – Z. Naturforsch. (Biosciences) **49 c**: 230–234; Tübingen.

JOHNSON, A. W. & J. D. GOODALL (1967): The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia and Peru. – Vol. **2**; 448 pp.; Buenos Aires.

KÖNIG, C. (1991): Zur Taxonomie und Ökologie der Sperlingskäuze (*Glaucidium* spp.) des Andenraumes. – Ökol. Vögel (1) **13**: 15–76; Ludwigsburg.

– (1994): Lautäußerungen als interspezifische Isolationsmechanismen bei Eulen der Gattung *Otus* aus dem südlichen Südamerika. – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) Nr. 511: 1–35; Stuttgart.

KÖNIG, C. & M. WINK (1995): Eine neue Unterart des Brasil-Sperlingskauzes aus Zentralargentinien: *Glaucidium brasilianum* stranecki ssp. – J. Ornith. **136** (4): 461–465; Berlin.

NAROSKY, T. & D. YZURIETA (1987): Guía para la identificación de las Aves de Argentina y Uruguay. – 345 pp.; Buenos Aires.

SEIBOLD, I. (1994): Untersuchungen zur molekularen Phylogenie der Greifvögel anhand von DNA-Sequenzen des mitochondriellen Cytochrom b-Gens. – 228 pp., Diss. Inst. pharm. Biol., Universität Heidelberg; Konstanz.

SEIBOLD, I., A. J. HELBIG, B.-U. MEYBURG, J. NEGRO & M. WINK (im Druck): Genetic differentiation and molecular phylogeny of European *Aquila* Eagles (Aves: Falconiformes) according to cytochrome b nucleotide sequences. – *In:* CHANCELLOR R. & B.-U. MEYBURG (eds.).

SEIBOLD, I., A. HELBIG & M. WINK (1993): Molecular systematics of falcons (family Falconidae). – Naturwissenschaften **80**: 87–90; Heidelberg.

TRAYLOR, M. A. (1958): Variation in South American Great Horned Owls. – Auk **75**: 143–148; New York.

WILSON, A. C., H. OCHMAN & E. M. PRAGER (1987): Molecular time scale for evolution. – Trends Genetics **3**: 241–247; Oxford.

WINK, M., HEIDRICH, P., U. KAHL, H. H. WITT & D. RISTOW (1993): Inter- and intraspecific variation of the nucleotide sequence for cytochrome b in Cory's (*Calonectris diomedea*), Manx Shearwater (*Puffinus puffinus*) and Fulmar (*Fulmarus glacialis*). – Z. Naturforsch. (Biosciences) **48 c**: 504–509; Tübingen.

WINK, M., P. HEIDRICH & D. RISTOW (1993): Genetic evidence for speciation of the Manx Shearwater (*Puffinus puffinus*) and the Mediterranean Shearwater (*P. yelkouan*). – Vogelwelt **114**: 226–232; Berlin & München.

WINK, M., U. KAHL & P. HEIDRICH (1994): Lassen sich Silber-, Weißkopf- und Heringsmöwe (*Larus argentatus*, *L. cachinnans* und *L. fuscus*) molekulargenetisch unterscheiden? – J. Ornith. **135**: 73–80; Berlin.

WITTMANN, U., P. HEIDRICH, M. WINK, E. GWINNER (1995): Speciation in the Stonechat (*Saxicola torquata*) inferred from nucleotide sequences of the cytochrome b gene. – J. zool. Syst. & evol. Res. **33**: 116–122; Berlin.

Anschriften der Verfasser:

Dr. CLAUS KÖNIG, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart;
Dipl.-Biol. PETRA HEIDRICH und Prof. Dr. MICHAEL WINK, Institut für Pharmazeutische Biologie der Universität, Im Neuenheimer Feld 364, D-69120 Heidelberg.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 541	16 S.	Stuttgart, 15. 7. 1996

QH
5
S932
NH

Revision der Gattung *Aclypea* Reitter (Coleoptera: Silphidae)

Revision of the Genus *Aclypea* Reitter (Coleoptera: Silphidae)

Von Wolfgang Schawaller, Stuttgart

SMITHSONIAN
APR 4 1997
LIBRARIES

Mit 26 Abbildungen

Summary

The genus *Aclypea* Reitter 1884 (including *Blitophaga* Reitter 1884) is revised and contains now 11 species. The species characters are discussed, the aedeagus is quite uniform in all species. The excavated labrum is considered as a synapomorphic character of the genus. Subspecies are not accepted. For **new synonyms** see „Zusammenfassung".

Zusammenfassung

Die Gattung *Aclypea* Reitter 1884 (einschließlich *Blitophaga* Reitter 1884) wird revidiert und beinhaltet jetzt 11 Arten. Artkritierien werden diskutiert, der Aedoeagus ist bei allen Arten relativ einheitlich gebaut. Das ausgerandete Labrum wird als Synapomorphie der Gattung gewertet. Subspezies werden nicht anerkannt. **Neue Synonyme**: *Aclypea calva plana* (Semenov 1891) und *Blitophaga nitida* Portevin 1943 = *Aclypea calva* (Reitter 1890); *Silpha bituberosa* Fairmaire 1888 und *Blitophaga fairmairei* Portevin 1905 = *Aclypea daurica* (Gebler 1832); *Silpha altaica* Gebler 1830, *Aclypea opaca vicina* (Jakowlew 1891), *Blitophaga mandli* Portevin 1932, *Blitophaga velutina* Portevin 1943 (?) und *Blitophaga jacutica* Rjabukhin 1990 = *Aclypea opaca* (Linnaeus 1758); *Blitophaga alpicola* Küster 1849 = *Aclypea souverbiei* (Fairmaire 1848); *Aclypea turkestanica christophi* Kraatz 1876 und *Aclypea sculpturata* Grouvelle 1903 = *Aclypea turkestanica* (Ballion 1870); *Aclypea undata verrucosa* (Ménétries 1832) = *Aclypea undata* (Müller 1776).

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Artkriterien und Verwandtschaft 2
3. Artenliste 4
4. Literatur 15

1. Einleitung

Die Arten der Gattung *Aclypea* Reiter 1884 (einschließlich *Blitophaga* Reitter 1884, Typus-Art: *Peltis undata* Müller 1776) sind von Portevin (1926) erstmals und danach nie wieder zusammenfassend behandelt worden. Ergänzend erfolgten Untersuchungen an einzelnen Arten oder in bestimmten Regionen (Portevin 1943; Emetz 1975a, b, 1977; Anderson & Peck 1984; Nikolaev 1990; Rjabukhin 1990). Bei der Bestimmung neuen Materials ergaben sich aber immer noch Probleme, weshalb eine neue Übersicht der Gattung (jetzt 11 valide Arten) gerechtfertigt erscheint.

Alle Vertreter von *Aclypea* zeichnen sich durch ein tief ausgerandetes Labrum aus, welches als Synapomorphie der Gattung zu werten ist. Die Ausprägung dieses Merkmales steht wohl in Zusammenhang mit einer phytophagen Lebensweise, eine Besonderheit innerhalb der sonst necrophagen und/oder saprophagen Käfer der Familie Silphidae. Für diese monophyletische Gruppe steht der Name *Aclypea* Reitter zur Verfügung, die Abtrennung von *Blitophaga* Reitter aufgrund eines einzigen Merkmales an den Beinen bleibt hier unberücksichtigt (siehe auch Peck & Miller 1993).

Die Gattung besitzt ein holarktisches Verbreitungsgebiet; die meisten Arten leben in Asien und nur zwei Arten kommen auch im nördlichen und nordwestlichen Amerika vor. Letztere dürften daher aus einem asiatischen Radiationszentrum über die Beringstraße nach Nordamerika eingewandert sein. Einige Arten, insbesondere *opaca*, haben sich zu landwirtschaftlichen Schädlingen an Rüben, Spinat und anderen Chenopodiaceen entwickelt. Auf die zahlreiche Literatur zu diesen Aspekten kann hier nicht eingegangen werden. Ob alle Arten, erwachsene Käfer wie Larven, ausschließlich an Chenopodiaceen fressen, ist nicht bekannt.

Abkürzungen: *DEI* Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde; – *FMNH* Field Museum of Natural History, Chicago; – *HNHM* Hungarian Natural History Museum, Budapest; – *MHNG* Muséum d'Histoire Naturelle, Genève; – *MHNP* Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; – *NHMB* Naturhistorisches Museum, Basel; – *SMNS* Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart; – *ZIP* Zoological Institute, St. Petersburg; – *ZMB* Zoologisches Museum, Berlin; – *ZMUM* Zoological Museum, Moscow.

Kyrillische Fundort-Etiketten wurden nicht buchstäblich transkribiert, sondern sinngemäß übersetzt.

Dank

Für die Ausleihe von Material danke ich Frau N. Berti (Paris), Dr. M. Brancucci (Basel), Dr. S. Golovatch (Moskau), Dr. F. Hieke (Berlin), Dr. A. Kirejtshuk (St. Petersburg), Dr. I. Löbl (Genf), Dr. O. Merkl (Budapest) und Dr. A. F. Newton (Chicago), sowie allen, die mir schon seit Jahren Silphiden zur Determination anvertraut haben. Frau R. Harling (Stuttgart) übernahm die fotografischen Arbeiten und Frau S. Leidenroth (Stuttgart) die Hilfe am REM.

2. Artkritierien und Verwandtschaft

Behaarung: Die Behaarung ist variabel. Manche Arten sind stets behaart oder stets kahl, bei anderen Arten kommen selbst in einer Population beide Ausprägungen vor. Auch die Farbe der Behaarung ist veränderlich und schwankt zwischen goldgelb und grau, was oft auch vom Grad der Verfettung abhängt.

Kopf: Die Ausprägung der Kopfstruktur mit oder ohne Eindrücke zeigt keine signifikanten Artunterschiede. Die tiefe Ausbuchtung des Labrum ist allein eine

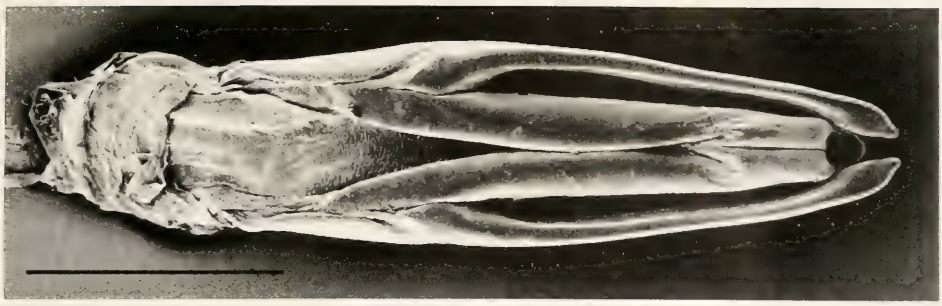


Abb. 1. Aedoeagus, REM, *Aclypea turkestanica* (Zavron-Tal). – Maßstrich: 1 mm.

Synapomorphie der Gattung und als Artmerkmal nicht brauchbar. Der Antennenbau besitzt keine artlichen Unterschiede.

Pronotum: Form variabel. Annähernd konstant und als Artkennzeichen eingeschränkt verwendbar ist die Existenz oder das Fehlen (nicht die Zahl) von unpunktierten Spiegelflecken auf der sonst einheitlich punktierten Oberseite.

Elytren: Form variabel. Die Ausprägung der Elytren-Rippen (Humeralrippe und 2 weitere Rippen zwischen Humeralrippe und Naht) ist artkennzeichnend, wenn man eine gewisse Variabilität berücksichtigt. Auch die Struktur zwischen den Rippen (mit/ohne Runzelung, mit/ohne größere Punkte) ist relativ konstant und als Artkennzeichen zu verwenden.

Calus: Die Flügeldeckenbeule ist bei manchen Arten stets deutlich, bei anderen stets schwach ausgeprägt.

Unterseite: Keine Artunterschiede.

Aedoeagus: Der Aedoeagus ist bei allen Vertretern recht einheitlich gebaut (Abb. 1–13) und zeigt keine überzeugenden Artkennzeichen, allenfalls als Kennzeichen für Artengruppen verwendbar.

Ein phylogenetisch begründetes Dendrogramm der Arten ist mit den bisherigen Artkennzeichen nicht zu erstellen, da keine Synapomorphien für die einzelnen Arten bekannt sind. Allenfalls die Existenz eines zusätzlichen Dornes an der Metatibia bei ♂♂ einiger Arten (*bituberosa, daurica, opaca, souverbiei*) könnte als Synapomorphie zumindest dieser Artengruppe interpretiert werden. Leider ist die Funktion dieses Zusatzdornes unbekannt.

Auch der Aedoeagus-Bau zeigt keine überzeugende Gruppierung: bei einigen Arten sind die Parameren deutlicher gekeult (beispielsweise bei *undata* Abb. 6, *turkestanica* Abb. 12–13), bei anderen ungekeult (beispielsweise bei *opaca* Abb. 8–9, *souverbiei* Abb. 5), bei einer Art distal auch innen gezähnt (*sericea* Abb. 11). Jedoch sind diese Unterschiede eher quantitativ und nicht qualitativ. Außerdem ist denkbar, daß Populationen einen identischen Aedoeagus-Bau besitzen, aber dennoch unterschiedliche Arten repräsentieren, weil sie durch andere Kriterien genetisch isoliert sind.

Die Struktur der Elytren zeigt bei einigen Arten eine gewisse Ähnlichkeit. Ob dies jedoch auch auf eine engere Verwandtschaft hinweist, ist nicht bewiesen. So ist diese Struktur bei *undata* und *turkestanica* ähnlich (Abb. 23–24) und die Unterschiede könnten durch Isolierung und getrennte Entwicklung in den vikariierenden Arealen interpretiert werden. Ein anderes Beispiel ist das Artenpaar *bicarinata* (Rippen 1–2 reduziert, Abb. 14) und *calva* (Rippen 1–2 ausgeprägt, Abb. 22), deren

Areale ebenfalls vikariieren. Hier ist auch denkbar, daß im Berührungsgebiet Übergangsformen leben, was dann ein Beleg für das Vorliegen nur einer Biospezies wäre.

Vielleicht würde die Untersuchung der entsprechenden Larven weiterhelfen, die Verwandtschaftsbeziehungen der *Aclypea*-Arten untereinander zu erhellen. Jedenfalls stünden dann weitere morphologische Merkmale für diesen Zweck zur Verfügung.

3. Artenliste

3.1. *Aclypea bicarinata* (Gebler 1830)

Silpha nuda Motschulsky 1845 (Portevin 1943, Emetz 1977).

Material: NW Kasachstan, Korgasyn, 4. VI. 1970 leg. Skopin, 1 ex. SMNS.

Diagnose: Oberseite kahl (Abb. 14). Pronotum gleichmäßig punktiert, ohne glänzende Stellen. Von den Elytren-Rippen ist nur die Humeralrippe deutlich und erhaben, die inneren Rippen völlig geschwunden oder nur in Spuren ausgeprägt. Zwischenräume gleichmäßig fein punktiert, ohne Runzeln oder größere Punkte. Calus schwach ausgeprägt. Aedoeagus unbekannt (♀). Körperlänge 12 mm.

Verbreitung: Südliches Sibirien, nördliches und östliches Kasachstan (Emetz 1977).

3.2. *Aclypea bituberosa* (Leconte 1859)

Material: NW-Amerika, 1 ex. SMNS. Utah, Salt Lake, 1 ex. FMNH.

Diagnose: Oberseite kahl oder mit kurzer, gleichmäßiger, dunkler Behaarung (Abb. 15). Pronotum auf der Scheibe mit 2 glänzenden Flecken, sonst gleichmäßig punktiert. Elytren-Rippen fast gleichartig, die Humeralrippe jedoch höher und markanter. Zwischenräume gleichmäßig fein punktiert, ohne Runzeln oder größere Punkte. Calus deutlich, auf dem Niveau der Humeralrippe gelegen. Aedoeagus Abb. 2. Körperlänge 11–12 mm.

Verbreitung: Nordamerika, südlich bis Colorado/Kansas (Anderson & Peck 1984, Peck & Miller 1993).

3.3. *Aclypea calva* (Reitter 1890)

Silpha semenovi Jakowlew 1891 (Hatch 1928, Nikolaev 1990).
Aclypea calva plana (Semenov 1891) (Nikolaev 1990). **n. syn.**
Blitophaga nitida Portevin 1943. **n. syn.**

Material: Turkestan, Holotypus von *calva* Reitter 1890 HNHM (Kopf und Thorax fehlt). – Alexandergebirge (= Kirgisischer Alatau), 3 Syntypen von *calva* Reitter 1890 DEI (coll. Koltze). – Alexandergebirge, leg. Koltze, 2 ex. DEI. – W Turkmenien, W Kopet Dagh Mts., Kara Kala Distr., above lower Ay-Dere, 8. IV. 1984 leg. Janushev, 1 ex. SMNS. – Thian Shan, Tekestal, leg. Leonhard, 3 ex. ZMB, 1 ex. DEI, 1 ex. SMNS. – Issyk-Kul, Ton-Fluß, leg. Leonhard, 1 ex. DEI, 1 ex. NHMB. – Karagai tau, 1 ex. DEI. – Turkestan, Wernyi (= Alma Ata), 5 ex. HNHM. – S Kasachstan, Ak-Zhar am Syr-Darja, 6. VI. 1964 leg. Skopin, 2 ex. SMNS. – S Kasachstan, Kapchagaj am Ili, 25. V. 1978 leg. Hieke, 8 ex. ZMB, 1 ex. SMNS. – S Kasachstan, E Kapchagaj, 700 m, 4. VI. 1993 leg. Schawaller, 1 ex. SMNS. – S Kasachstan, Chimkent area, Aksu-Djabagly Reserve, 30. IV. 1973 leg. Gryuntal, 6 ex. ZMUM, 1 ex. SMNS. – S Kasachstan, Chimkent area, Aksu-Djabagly Reserve, 27.–28. IV. 1973 leg. Januschev, 4 ex. ZMUM. – S Kasachstan, Chimkent area, Aksu-Djabagly Reserve, between rivers Djabagly and Ulkenkayandy, 1750–1800 m, 1. V. 1973 leg. Yegorov, 1 ex. ZMUM. – Kirgisien, Pskem

Tal, Khalcha, V.–VIII. 1939 leg. Danilov, 1 ex. SMNS. – Kirgisien, Naryn Tal, S Torkent, 1100 m, 15. V. 1993 leg. Schawaller, 1 ex. SMNS. – Uzbekistan, Chimgan Mts., 7. V. 1974 leg. Januschev, 1 ex. ZMUM. – N Tadschikistan, Kuramin Mt. Ridge, Nadok-Sai, 17.–20. IV. 1974 leg. Januschev, 3 ex. ZMUM.

Diagnose: Oberseite kahl (Abb. 22). Pronotum gleichmäßig punktiert, ohne glänzende Stellen. Elytren-Rippen fast gleichartig, die Humeralrippe jedoch höher und markanter; die beiden inneren Rippen manchmal etwas reduziert. Zwischenräume gleichmäßig fein punktiert, ohne Runzeln und größere Punkte. Calus deutlich, auf dem Niveau der Humeralrippe gelegen. Aedoeagus Abb. 3. Körperlänge 13–16 mm.

Anmerkung: Obgleich mir kein Typenmaterial von *nitida* Portevin 1943 vorlag, zweifele ich nicht an einer Synonymie. Die Beschreibung besteht zwar nur aus 2 Zeilen, paßt aber genau auf *calva*; zudem spricht auch der locus typicus Thian Shan für artliche Übereinstimmung. Einer Auftrennung in Subspezies, wie sie Nikolaev (1990) vorschlägt (ssp. *calva* s.str. und ssp. *plana*) wird hier nicht gefolgt. Die Unterschiede in der Ausprägung der Rippen erscheinen nicht geografisch differenziert, weshalb es ich wohl eher um eine typologische Trennung handelt.

Verbreitung: Mittelasien, westlich bis in den turkmenischen Kopet Dagh, in Kasachstan wohl nur im Süden, in Kirgisien offensichtlich nur in den Talsystemen und nicht in alpinen Lagen über 2500 m Höhe. Wohl nicht südlich des Fergana Beckens, östliche Verbreitungsgrenze im chinesischen Singkiang unbekannt.

3.4. *Aclypea cicatricosa* Reitter 1884

Material: E Iran, Deh Bakri, 1700–1750 m, 30. IV. – 3. V. 1973, 2 ex. SMNS.

Diagnose: Oberseite kahl (Abb. 16). Pronotum gleichmäßig punktiert, ohne glänzende Stellen. Elytren-Rippen fast gleichartig, die Humeralrippe kaum höher als die inneren Rippen. Zwischenräume gleichmäßig sehr grob punktiert, ohne Runzeln oder größere herausfallende Punkte, durch die grobe Grundpunktierung Oberfläche aber etwa uneben. Calus sehr schwach ausgeprägt. Aedoeagus Abb. 7. Körperlänge 12–14 mm.

Verbreitung: Aus Persien ohne genauere Angabe beschrieben und auch im angrenzenden turkmenischen Kopet-Dagh verbreitet (Nikolaev 1990).

3.5. *Aclypea daurica* (Gebler 1832)

Silpha hexastigma Solsky 1875 (Emetz 1975b).
Silpha bituberosa Fairmaire 1888 (nec *bituberosa* Leconte 1859). **n. syn.**
Silpha hexastigma bistigma Frivaldszky 1892 (Emetz 1975b).
Blitophaga fairmairei Portevin 1905. **n. syn.**

Material: China, leg. David, 2 Syntypen von *bituberosa* Fairmaire 1888 MHNP (coll. Oberthur). – Siningfu, Exp. Széchenyi, VII. 1879, 1 Holotypus von *hexastigma* var. *bistigma* Frivaldszky 1892 HNHM. – Ussuri Gebiet, 1908–1929, 3 ex. SMNS. – Ussuri Gebiet, Sutschan, 6.–12. VI. 1968, 1 ex. SMNS. – Sibiria or., Sotka Gora, leg. Bodemeyer, 1 ex. ZMB. – Sibiria or., Chitai-ki-Sterena, leg. Bodemeyer, 1 ex. ZMB, 1 ex. SMNS. – Amur, leg. Putze, 2 ex. ZMB, 1 ex. SMNS. – Amur, leg. Balogh, 1 ex. HNHM. – Ostsibirien, Khabarovsk Provinz, 12 km NE Bikin, SE Boitsovo, 250–350 m, 26. V. – 4. VI. 1990 leg. Schawaller, 4 ex. SMNS. – China, Chanheou, 1 ex. SMNS. – S Tetungsche Berge, bei Tschau-tou, V. 1927 leg. Beick, 5 ex. ZMB. – S Tetungsche Berge, Schlucht bei Kimar, 19. V. 1927 leg. Beick, 2 ex. ZMB, 1 ex. SMNS. – Kalgan (=

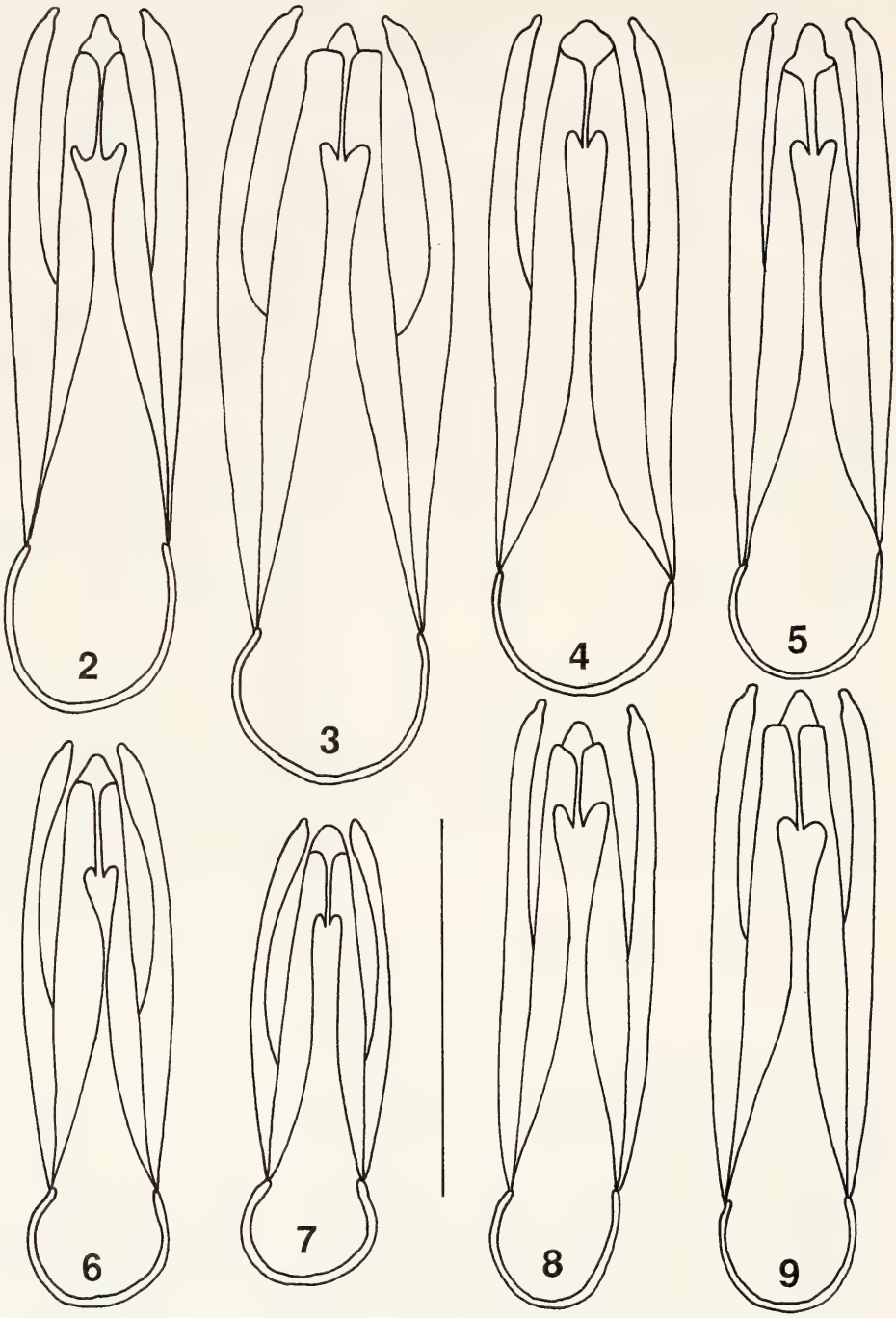


Abb. 2–9. Aedoeagus der *Aclypea*-Arten. – 2. *bituberosa* (NW-Amerika); – 3. *calva* (Pskem-Tal); – 4. *daurica* (Ussuri); – 5. *souverbiei* (Port d'Aula); – 6. *undata* (Galicica); – 7. *cicatricosa* (Deh Bakri); – 8. *opaca* (Syntypus *mandli*); – 9. *opaca* (Lüdingworth). – Maßstrich: 2 mm.

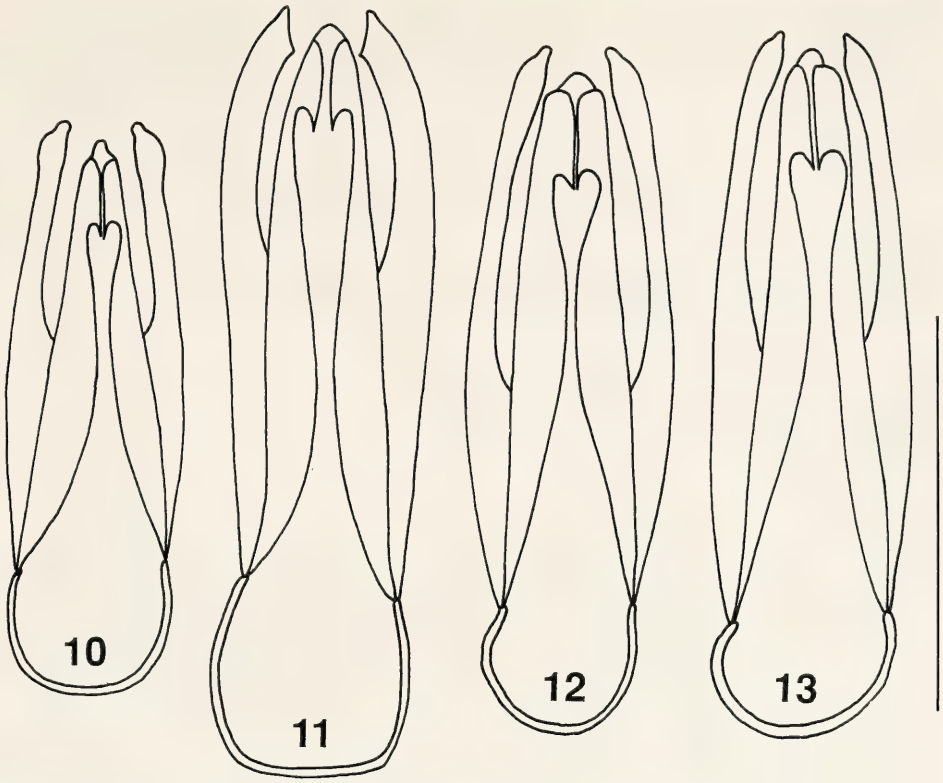


Abb. 10–13. Aedoeagus der *Aclypea*-Arten. – 10. *pamirensis* (Djol); – 11. *sericea* (Guriev); – 12. *turkestanica* (Zavron-Tal); – 13. *turkestanica* (Nichinai). – Maßstrich: 2 mm.

Tschangkiakou oder Chankiakow) nordwestlich Peking, leg. Hauser, 4 ex. ZMB, 1 ex. SMNS. – Kalgan, Inn-shan, 980–2100 m, 4 ex. ZMB, 2 ex. SMNS. – Shi-wan-tsze, 1167 m, 2 ex. ZMB, 1 ex. SMNS. – Mandschurei, Pogranitschnaja, leg. Kricheldorff, 1 ex. SMNS. – China, Shanxi, Mont Wutai, 6. VII. 1987 leg. Deuve & Perreau, 1 ex. coll. Perreau/Paris. – Tibet, Kuku-Nor, 3200 m, 1898 leg. Hauser, 8 ex. HNHM, 3 ex. SMNS, 2 ex. ZMB.

Diagnose: Oberseite mit kurzer, gleichmäßiger grauer oder gelber Behaarung (Abb. 17). Pronotum mit 2–6 glänzenden Flecken, sonst gleichmäßig punktiert. Elytren-Rippen fast gleichartig, die Humeralrippe jedoch höher und markanter. Zwischenräume neben den Rippen und der Naht mit großen Punkten zusätzlich zur gleichmäßigen feinen Grundpunktierung. Calus deutlich, zwischen den Rippen 2 und 3 gelegen. Aedoeagus Abb. 4. Körperlänge 11–14 mm.

Anmerkung: Die 2 untersuchten Syntypen von *bituberosa* Fairmaire 1888 (nom. nov. *fairmairei* Portevin 1905) unterscheiden sich in keinem Diagnosemerkmal von *daurica*, weshalb diese Namen zweifellos in die Synonymie gehören. Die Zahl der Spiegelflecken auf dem Pronotum ist zwar etwas reduziert und durch die Behaarung undeutlich, dies fällt aber durchaus in die intraspezifische Variationsbreite. Die wohl später als „Type“ etikettierten untersuchten Exemplare tragen als Fundortetikett nur „Chine, A. David“, als locus typicus ist in der Beschreibung Pe-

king angegeben. Der Holotypus von *bistigma* Frivaldszky besitzt nur 2 Spiegelflecken auf dem Halsschild, was ebenfalls als Variation angesehen wird.

Verbreitung: Transbaikal, Ostsibirien, nordöstliches China, Mongolei, Tibet (Emetz 1977).

3.6. *Aclypea opaca* (Linnaeus 1758)

Silpha villosa Naezen 1792 (Hatch 1928, Nikolaev 1990).
Silpha altaica Gebler 1830. **n. syn.**
Blitophaga villosa Reitter 1887 (Hatch 1928, Nikolaev 1990).
Silpha capitata Jakowlew 1891 (Emetz 1975a).
Aclypea opaca vicina (Jakowlew 1891) (Nikolaev 1990). **n. syn.**
Blitophaga tomentifera Reitter 1907 (Nikolaev 1990).
Blitophaga reitteri Portevin 1926 (Hatch 1928, Nikolaev 1990).
Blitophaga turkestana Hatch 1928 (Nikolaev 1990).
Blitophaga mandli Portevin 1932. **n. syn.**
Blitophaga velutina Portevin 1943. ? syn.
Blitophaga jacutica Rjabukhin 1990. **n. syn.**

Material: Turkestan, Holotypus von *villosa* Reitter 1887 HNHM. – Kaukasus, Holotypus von *tomentifera* Reitter 1907 HNHM. – Ostsibirien, Monda, leg. Müller, 2 Syntypen von *mandli* Portevin 1932 DEI. – Jakutskaya Oblast, Werchojansk, VI.–VII. 1903 leg. Roschnovskyi, 2 Paratypen von *jacutica* Rjabukhin 1990 ZIP. – Mitteleuropäische Funde zahlreich, hier nicht einzeln aufgelistet. – Ungarn, Szada, 2 ex. SMNS. – Ulske Tatra, Tatranska Polianka, 1200–1400 m, VIII. 1977 leg. Berger, 1 ex. ZMB. – Hohe Tatra, Krivan, Südseite bei Strbske Pleso, 2000 m, 22. VIII. 1978 leg. Hieke, 1 ex. ZMB, 1 ex. SMNS. – Slowakei, W Tatra, Baranec, 2100–2000 m, 23. VIII. 1980 leg. Hieke, 1 ex. SMNS. – Slowakei, Svit bei Poprad, 24. VIII. 1980 leg. Hieke, 1 ex. ZMB. – Slowakei, 3 km W Poprad, 13. VIII. 1981 leg. Hieke, 1 ex. ZMB. – Slowakei, Belá-Ufer bei Vavrisovo, 18. VIII. 1980 leg. Hieke, 1 ex. ZMB. – Italien, Abruzzen, Mte. Greco, leg. Paganetti, 1 ex. SMNS. – Italien, Abruzzen, leg. Fiori, 5 ex. ZMB. – Italien, Abruzzen, Gran Sasso, leg. Meschnigg, 3 ex. SMNS. – Italien, Abruzzen, Gran Sasso, 2400 m, 6. VIII. 1973 leg. Battoni, 1 ex. MHNG. – N Frankreich, Chigny/Oise, leg. Selchert, 1 ex. ZMB. – Orkneys, Mainland, Kirkwall, 1. VII. 1976 leg. Türkay (coll. Türkay/Frankfurt). – Norge, Balholm, 7. VII. 1931 leg. Streda, 1 ex. HNHM. – Norge, Tromsö, 1881 leg. Herman-Lendl. – Norwegen, Süd-Varanger, 69° n. B., VII. 1944 leg. Nietsch, 1 ex. NHMB. – Lappland, VI.–VII. 1908 leg. Thurau, 2 ex. ZMB. – Fennia, Enoniekiö, Ent., 5. VII. 1951 leg. Hellmann, 1 ex. SMNS. – Finnland, Wiborg, leg. Thieme, 6 ex. ZMB. – Baltische Provinz, 1910, 1 ex. SMNS. – Sibirien, Krasnojarsk, 14. V. 1901, 1 ex. SMNS. – Sibirien, Krasnoyarsk area, Turukhansk Distr., 100 km N delta of Podkamennaya Tunguska river, VII. 1981, 8 ex. SMNS. – Sajan, Tunkun, 3 ex. HNHM. – Irkutsk, 1917 leg. Bokor, 7 ex. HNHM, 3 ex. SMNS. – Baikal, Bolschije Kety, 20. VII. 1983 leg. Glaser, 1 ex. SMNS. – Transbaikalia, leg. Leder, 1 ex. HNHM. – NE Sibirien, Werchojansk, 21.–27. V. 1909 leg. Pfizenmayer, 11 ex. ZMB, 2 ex. SMNS. – Sibirien, Gouvernement Jakutsk, 1904–1908 leg. Pfizenmayer, 12 ex. ZMB, 2 ex. SMNS. – Thian Shan, leg. Musart, 1 ex. ZMB, 1 ex. SMNS. – E Turkestan, Kuldscha, 1 ex. ZMB, 1 ex. SMNS. – Turkestan, Wernyi (= Alma Ata), 4 ex. HNHM, 1 ex. ZMB. – Turkestan, Aulie Ata, leg. Aris, 1 ex. HNHM. – Aulie Ata, Syr Darja, 1 ex. HNHM. – SE Kasachstan, Ketmenj Gebirgskette, Umgebung Ketmenj, 2000–2500 m, leg. Dolin, 2 ex. NHMB. – SE Kasachstan, Orta-Tau Gebirgskette, Orta-Karagajlly Schlucht, 2000–2400 m, 6.–10. VI. 1991 leg. Dolin, 2 ex. NHMB, 2 ex. SMNS. – Mongolia, Bayan Olgiy Ajmak, Bulgan gol, 2. VIII. 1975, 1 ex. SMNS. – Mongolia, Dzabkhan Ajmak, Ider river 30 km E Togon-Tsengel, 19. VIII. 1975, 1 ex. SMNS. – Canada, British Columbia, Manning Province Park, Blockwall Peak, 6000–6700 ft., 20. VI. 1968 leg. Smetana, 1 ex. SMNS.

Diagnose: Oberseite kahl oder mit kurzer, gleichmäßiger, goldgelber oder grauer Behaarung (Abb. 18). Pronotum auf der Scheibe mit 2–6 glänzenden Flecken (manchmal fehlend), sonst gleichmäßig punktiert. Elytren-Rippen fast gleichartig, die Humeralrippe jedoch höher und markanter, die beiden inneren Rippen manchmal etwas reduziert. Zwischenräume gleichmäßig fein punktiert, ohne Runzeln oder größere Punkte. Calus deutlich (ausnahmsweise etwas schwächer), auf dem Niveau der Humeralrippe oder zwischen den Rippen 2 und 3 gelegen. Aedoeagus Abb. 8–9. Körperlänge 8–14 mm.

Anmerkungen: Die untersuchten Paratypen von *jacutica* Rjabukhin 1990 unterscheiden sich nicht signifikant von europäischen Funden, abgesehen von etwas größerer Gestalt. Nach der Beschreibung sollen die Hauptunterschiede in der Gestalt des Körpers und in der Skulptur der Elytren liegen, was aber keine Artkriterien sind. Die Abtrennung einiger turkestanischer und sibirischer Populationen mit durchschnittlich größerer Gestalt als Subspezies (ssp. *vicina*, Nikolaev 1990) erscheint mir im Rahmen eines Biospezies-Konzeptes nicht hinreichend begründet und bleibt hier unberücksichtigt.

Die untersuchten Syntypen von *mandli* Portevin 1932 entsprechen ebenfalls in allen wesentlichen Merkmalen einschließlich des Aedoeagus (Abb. 8–9) europäischen Tieren. Allerdings ist der elytrale Calus vergleichsweise schwach ausgeprägt, was aber alleine für eine Artentrennung nicht ausreicht. Typenmaterial von *velutina* Portevin 1943 konnte leider nicht untersucht werden, wahrscheinlich handelt es sich dabei aber ebenfalls um ein Synonym von *opaca*.

Emetz (1975a) hat *capitata* (Jakowlew 1891) aus der Region Irkutsk (Sajany) als Synonym von *opaca* erkannt, auch wenn ihm der Typus nicht vorgelegen hat. Das von mir untersuchte Material aus dem Sajan-Gebirge zeigt ebenfalls keine artlichen Unterschiede zu *opaca*. Nicht nachvollziehbar erscheint mir die Tatsache, daß Nikolaev (1990) nun *altaica* (Gebler 1830) revalidiert (früher als Synonym von *alpicola*) und hierher als Synonym *capitata* stellt. Aus diesem Grunde führe ich in dieser Übersicht *altaica* (Gebler 1830) ebenfalls als Synonym von *opaca* (Linneus 1758).

Verbreitung: Holarktisch. In Europa insbesondere im Norden (bis 69°N nachgewiesen) und Osten, Sibirien bis in den hohen Norden (bis 62°N nachgewiesen), nördliches Mittelasien, Mongolei (Emetz 1975a), in Nordamerika nur im äußersten Nordwesten (Anderson & Peck 1984, Peck & Miller 1993).

3.7. *Aclypea pamirensis* Jakowlew 1887

Material: Alitschur, Lectotypus und 7 Paralectotypen (hier designiert) von *pamirensis* Jakowlew 1887 ZIP. – Pamir, river Balyandkiik, mouth of river Zulumart, 6. VIII. 1958 leg. Gorodkov, 2 ex. ZIP. – Pamir, Checkekty, 4000 m, 13. VII. 1964 leg. Medvedev, 1 ex. ZIP. – West Pamir, Maz, 3800 m, VII.–X. 1928 leg. Reinig, 11 ex. ZMB, 1 ex. SMNS. – Zentral-Pamir, Djol Boernljnk, 4020–4150 m, 23. VII. 1928 leg. Reinig, 1 ex. SMNS. – Tadshikistan, Pamir, Mukan-Gebiet bei Kishlak, 2600 m, VII. 1990 leg. Schmidt, 1 ex. SMNS.

Diagnose: Oberseite mit kurzer, gleichmäßiger, grauer Behaarung (Abb. 19). Pronotum gleichmäßig punktiert, ohne glänzende Stellen. Elytren-Rippen fast gleichartig, die Humeralrippe etwas höher und markanter. Zwischenräume gleichmäßig fein punktiert, ohne Runzeln oder größere Punkte. Calus schwach ausgeprägt. Aedoeagus Abb. 10. Körperlänge 11–14 mm.

Verbreitung: Pamir.

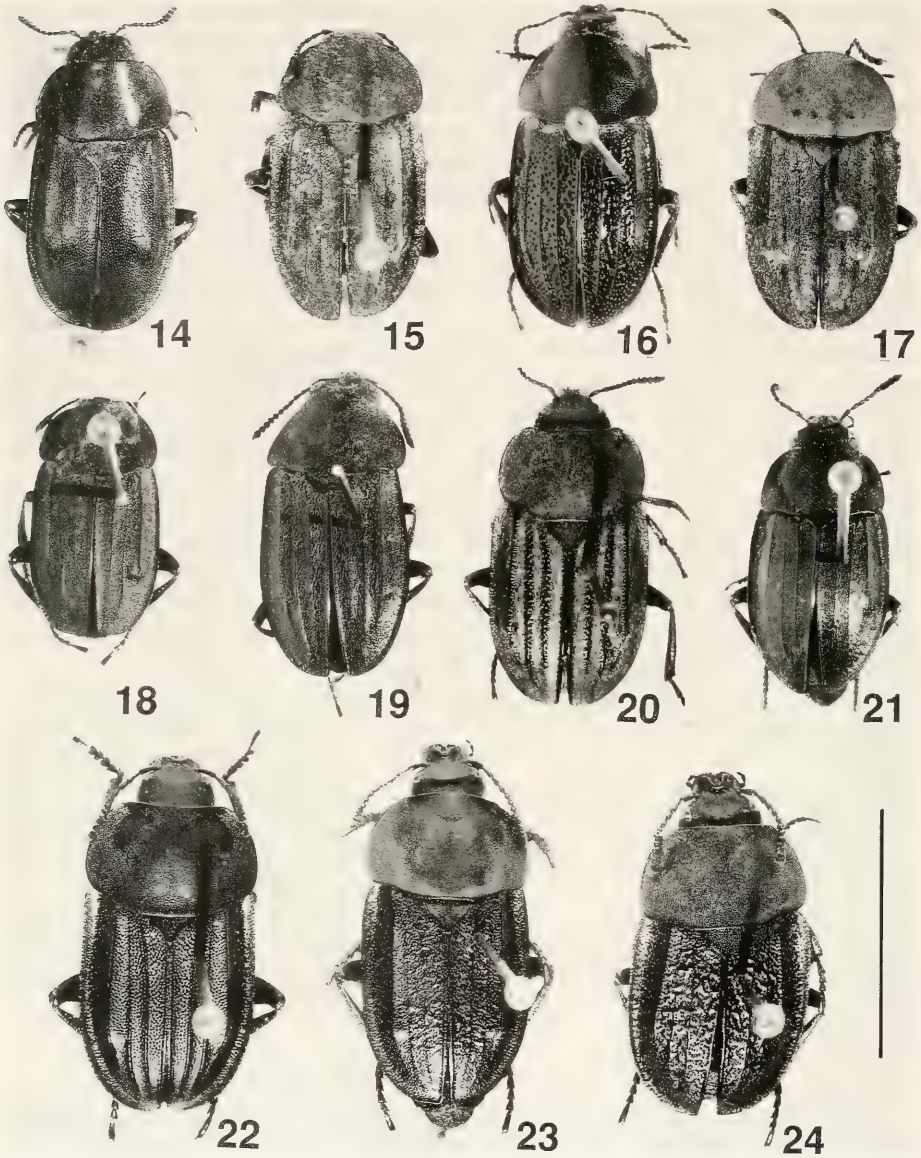


Abb. 14–24. Oberseitenstruktur der *Aclypea*-Arten. – 14. *bicarinata* (Korgasyn); – 15. *bituberosa* (NW-Amerika); – 16. *cicatricosa* (Deh Bakri); – 17. *daurica* (Ussuri); – 18. *opaca* (Niedersachsen); – 19. *pamirensis* (Maz); – 20. *sericea* (Guriev); – 21. *souverbiei* (Port d'Aula); – 22. *calva* (Kapchagaj); – 23. *turkestanica* (Zavron-Tal); – 24. *undata* (Galicica). – Maßstrich: 10 mm. – Fotos: R. HARLING.

3.8. *Aclypea sericea* (Zoubkoff 1833)

Material: Ural, 1 ex. HNHM. – Bulakty-basirsky, 15. V. 1906 leg. Berg, 3 ex. ZIP. – Umgebung Temir, 3. VI. 1907 leg. Uvarov, 1 ex. ZIP. – Karaganda Oblast, Koksengir, südlich Zhana Arka, 10. V. 1959 leg. Loginova, 1 ex. ZIP. – Karaganda Oblast, 40 km südlich Zhana Arka, 24. VI. 1958 leg. Zhantiev, 1 ex. ZIP. – Guriev Oblast, Kulsary, Deykara, 30. V. 1982 leg. Bidashko, 3 ex. ZIP, 3 ex. SMNS.

Diagnose: Oberseite mit kurzer, gleichmäßiger grauer Behaarung (Abb. 20). Pronotum gleichmäßig punktiert, ohne glänzende Stellen. Elytren-Rippen ungleichmäßig: die Humeralrippe kielförmig und erhöht, die inneren Rippen 1–2 in unregelmäßige Doppelreihen großer Punkte aufgelöst. Zwischenräume gleichmäßig fein punktiert, ohne Runzeln oder größere Punkte. Calus schwach ausgeprägt, auf dem Niveau der Humeralrippe gelegen. Aedoeagus Abb. 11. Körperlänge 10–13 mm.

Verbreitung: In den Steppengebieten Mittelasiens von Turkmenien (locus typicus) im Westen bis Singkiang im Osten, nicht in der Mongolei (Emetz 1975a).

3.9. *Aclypea souverbiei* (Fairmaire 1848)

nec *Silpha altaica* Gebler 1830 (siehe bei *opaca*).
Blitophaga alpicola Küster 1849. **n. syn.**

Material: Frankreich, Dept. Ariège, Port d'Aula, 2260 m, 13. VII. 1977 leg. Krätschmer, 10 ex. SMNS. – Gleicher Fundort, 9. VII. 1979 leg. Krätschmer, 5 ex. SMNS, 2 ex. ZIP. – Mont Aigoual, 28. VI. 1921, leg. Chobaut, 1 ex. HNHM. – Kerzer Geb., 1895 leg. Ganglbauer, 1 ex. SMNS. – Transsylvanien, 3 ex. ZIP. – Transsylvanien, Bucsees, 1 ex. SMNS. – Banat, 1 ex. ZMB. – Transsylvanien, 5 ex. ZMB. – Hungaria leg. Rosenhauer, 4 ex. ZMB, 1 ex SMNS. – Rumänien, Bucégi Gebirge, 15. VI. 1971 leg. Ilchmann, 1 ex. SMNS. – Rumänien, Bucégi Gebirge, Umgeb. Bucsoi, 2000 m, 21. VI. 1986 leg. Behne & Zerche, 3 ex. DEI, 1 ex. SMNS. – Polonia, Rabsztyn, 1 ex. HNHM. – Bosnien, Bjelasnica, leg. Hoffmann, 1 ex. SMNS. – Altai, Hochebene der Tschuja, 1 ex. ZMB. – West-Sibirien, Schaman Berge, 24. VI. 1897 leg. Wagner, 2 ex. ZIP. – Sibirien, Dgezyn-Paß zwischen Koni-su und Manyk, 20. VI. 1912 leg. Redikorzev, 2 ex. ZIP. – Sajan, Umgebung Abakan, 5. VI. 1912 leg. Redikorzev, 2 ex. ZIP.

Diagnose: Oberseite kahl oder mit kurzer, gleichmäßiger, goldgelber Behaarung (Abb. 21). Pronotum gleichmäßig punktiert, ohne glänzende Stellen. Elytren-Rippen fast gleichartig, die Humeralrippe etwas höher und markanter, die beiden inneren Rippen etwas unregelmäßig und manchmal reduziert. Zwischenräume gleichmäßig fein punktiert, ohne Runzeln oder größere Punkte. Calus sehr schwach ausgeprägt oder ganz fehlend. Aedoeagus Abb. 5. Körperlänge 10–13 mm.

Anmerkung: Die Funde aus den Pyrenäen (locus typicus von *souverbiei*) unterscheiden sich nicht von solchen aus osteuropäischen Gebirgen (locus typicus von *alpicola*), weshalb ich auch ohne Typenuntersuchung an einer Synonymie von *alpicola* (Küster 1849) nicht zweifele. Die von Portevin (1926) angegebenen Unterschiede hinsichtlich Behaarung und Punktierung sind nicht signifikant und variabel innerhalb einer Population. Die vorliegenden wenigen Belege aus dem südsibirischen Altai und dem Sajan unterschieden sich trotz großer Disjunktion nicht von europäischen Funden.

Verbreitung: In alpinen Lagen der Pyrenäen und der osteuropäischen Gebirge, insbesondere der Karpaten, in den Alpen fehlend; außerdem in den südsibirischen Gebirgen Altai und Sajan. Diese auffällige Disjunktion wurde wahrscheinlich durch glaziale Einflüsse verursacht.

3.10. *Aclypea turkestanica* (Ballion 1870)

Aclypea biseriata Reitter 1893 (Nikolaev 1990).
Aclypea seriatorugosa Reitter 1897 (Hatch 1928, Nikolaev 1990).
Silpha transcaspica Semenov 1903 (Nikolaev 1990).
Aclypea turkestanica christophi Kraatz 1876 (Nikolaev 1990). **n. syn.**
Aclypea turkestanica Reitter 1884 (Nikolaev 1990).
Aclypea sculpturata Grouvelle 1903. **n. syn.**

Material: Turkestan, Kulab, Holotypus und 2 Paratypen von *biseriata* Reitter 1893 HNHM. – Turkestan, Alai, Holotypus und 1 Paratypus von *seriatorugosa* Reitter 1897 HNHM. – Turkmenia, Kopet-Dagh Mts., 6 km S Ipay-Kala, 1600 m, 8.–12. IV. 1993 leg. Hreblay et al., 1 ex. HNHM. – Turkmenia, Kopet-Dagh Mts., Dushak, 2300 m, 6.–8. VII. 1992 leg. Fabian et al., 1 ex. HNHM. – Buchara, Karategin, 3200 m, 21. VI. 1889 leg. Conradt, 1 ex. ZMB, 1 ex. SMNS. – Turkestan, Lac. Margusar, 1892 leg. Glasunov, 4 ex. ZIP. – Turkestan, Aulie Ata, leg. Aris, 1 ex. SMNS. – Kasachstan, Alma Arasan, 1. VI. 1974 leg. Rataj, 1 ex. SMNS. – S Kasachstan, Chimkent area, Karatau Mt. Ridge, Mikhaylovka, Aulie Valley, 1000 m, 19. V. 1975 leg. Gryuntal, 1 ex. ZMUM. – S Kasachstan, Chimkent area, Aksu-Djabagly Reserve, 16.–17. V. 1973 leg. Januschev, 2 ex. ZMUM. – Uzbekistan, 80 km NE Taschkent, Tschimgan, 1500 m, 12. V. 1989 leg. Behne, 1 ex. SMNS. – Uzbekistan, Kashka Darya area, Aman-Kutan, 1950 m, 28. V. 1942 leg. Arnoldi, 1 ex. ZMUM. – Uzbekistan, Kashka-Darya area, Gyuldara, V. 1942 leg. Arnoldi, 1 ex. ZMUM, 1 ex. SMNS. – Uzbekistan, Kashka-Darya area, Ishkent, 1700–2400 m, IV. 1942 leg. Arnoldi, 2 ex. ZMUM, 1 ex. SMNS. – Uzbekistan, Chatkal Range, Kilimchik Canyon, 2600 m, 5.–8. VII. 1982 leg. Blümmer, 3 ex. ZMUM, 1 ex. SMNS. – Uzbekistan, Kitab State Reserve, 1500 m, 13. IV. 1990 leg. Aliev, 1 ex. SMNS. – Uzbekistan, Cimgan Alatau, 1900 m, 10. V. 1986 leg. Hladil, 1 ex. SMNS. – Uzbekistan, Pskemski khrebet, 10 km E Tagayangak, 1. V. 1988 leg. Majer, 1 ex. NHMB. – Kirgisien, Babashata Mts., Arslanbob, 2500 m, 9.–19. VII. 1988 leg. Kuban, 4 ex. NHMB. – Kirgisien, Alarca, 2500 m, 27. V. 1974 leg. Rataj, 3 ex. SMNS. – S Kirgisien, Kichik Alai, Kara-Goy, 2400 m, 21.–22. V. 1993 leg. Schawaller, 2 ex. SMNS. – S Kirgisien, Osh area, Suzak Distr., Fergana Alatau, Kara-Alma, 1800 m, 18. VII. 1945 leg. Arnoldi, 1 ex. ZMUM. – Kirgisien, Kirgiz Alatau, River Kala-Balta, 14. V. 1943 leg. Arnoldi, 1 ex. ZMUM. – Tadschikistan, Ganischou, Petra Mt., Saphedou-Tal, 2000 m, 11.–22. VI. 1990 leg. Retezar, 4 ex. HNHM. – Tadschikistan, 40 km N Dushanbe, Chodja Obigarm, 10. V. 1988 leg. Majer, 2 ex. SMNS. – Tadschikistan, Ghissar Mt. Ridge, Kondara, 8. II. 1944 leg. Arnoldi, 1 ex. ZMUM. – Tadschikistan, Ghissar Mt. Ridge, Kondara near Dushanbe, 1700–1900 m, 27.–30. V. 1973 leg. Januschev, 2 ex. ZMUM. – Tadschikistan, Turkestan-Gebirgskette, Kusawli-Sai, 2370 m, 6.–7. VII. 1991 leg. Dolin, 1 ex. NHMB. – Tadschikistan, NE Peter-I Mt. Ridge, above Kazakh, 2500 m, 29. VII. 1975 leg. Januschev, 1 ex. ZMUM. – Tadschikistan, Pamir, Muksu Gebiet, Hochfläche bei Kishlak Ljarsch, 3000–4000 m, leg. Schmidt, 2 ex. SMNS. – Tadschikistan, Pamir, Muksu Gebiet, Sukran Schlucht, Burs Gletscher, 2500 m, VIII. 1989 leg. Schmidt, 1 ex. SMNS. – Tadschikistan, Pamir, Muksu Gebiet, Belkandon Paß, 3500 m, VII. 1990 leg. Schmidt, 1 ex. SMNS. – Pamir Alai, Gany-Shou, 11. VI. 1990, 1 ex. SMNS. – Tadschikistan, Zavron Valley, 2100–3000 m, 12.–13. VII. 1990 leg. Schülke & Wrase, 10 ex. SMNS. – Kuldja, Mont. bor., 1 ex. ZMB. – Kaschmir, Margan Paß, 3000 m, 20. VII. 1980 leg. Aspöck & Rausch, 1 ex. NHMB. – Kaschmir, Zagipal bei Pahalgam, 3500–3600 m, X. 1977 leg. Franz, 2 ex. coll. Franz/Wien. – Kaschmir, Pahalgam, 2400–2600 m, 14.–20. V. 1976 leg. Martens & Schawaller, 2 ex. SMNS. – Kaschmir Sonamarg, Nichinai Tal, 3100–3200 m, 9. VI. 1976 leg. Martens & Schawaller, 1 ex. SMNS. – Pakistan, Kaltaro, 1958 leg. Piffl (Österr. Karakorum Exp.), 3 ex. NHMB, 1 ex. SMNS. – Pakistan, Kaghantal, Naran, 2400–3000 m, 3.–13. VI. 1977 leg. de Freina, 4 ex. SMNS. – Pakistan, Salf-ul-Maluk Sar, 1.–3. VII. 1953 leg. Schmid, 3 ex. MHNG. – Pakistan, Lake Saiful, Muluk, 3050 m, 21. VI. 1977 leg. Wittmer & Brancucci, 16 ex. NHMB, 2 ex. SMNS. – Pakistan, Gilgit, Maltar, 3.–17. VI. 1981 leg. Letellier, 1 ex. NHMB. – Pakistan, Dir, Lawarei Paß, 2700–3300 m, 28. VI. 1982 leg. Erber & Heinz,

4 ex. SMNS. – Pakistan, Dir, Lawarei Paß, 2700 m, 21. V. 1983 leg. BESUCHET & LÖBL, 9 ex. MHNG. – Pakistan, Swat, S Utrot, 2500–2600 m, 13. V. 1983 leg. BESUCHET & LÖBL, 23 ex. MHNG, 2 ex. SMNS. – Pakistan, Swat, Saidu Sharif, 1000 m, 11. V. 1983 leg. BESUCHET & LÖBL, 1 ex. MHNG. – Pakistan, Chitral, Madaglasht, 2500–3700 m, 5.–7 VII. 1982 leg. ERBER & HEINZ, 7 ex. SMNS. – Pakistan, Chitral, S Madaglasht, 2900–3050 m, 27. V. 1983 leg. BESUCHET & LÖBL, 7 ex. MHNG. – Pakistan, Chitral, S Bumburet, 2500–2700 m, 25. V. 1983 leg. BESUCHET & LÖBL, 2 ex. MHNG.

Diagnose: Oberseite kahl (Abb. 23). Pronotum gleichmäßig punktiert, ohne glänzende Stellen. Elytren-Rippen ungleichmäßig: die Humeralrippe kielförmig und erhöht, die inneren Rippen 1–2 in kettenförmig angeordnete Tuberkel aufgelöst. Zwischenräume gleichmäßig fein punktiert oder gerunzelt, ohne größere Punkte. Calus deutlich ausgeprägt, auf dem Niveau der Humeralrippe gelegen. Aedoeagus Abb. 12–13. Körperlänge 14–18 mm.

Anmerkungen: Die Abtrennung der Population vom Kopet Dagh als getrennte Subspezies (ssp. *christophi*, NIKOLAEV 1990) allein an Hand der Elytren-Struktur bleibt hier unberücksichtigt. Leider ist im DEI kein Typenmaterial auffindbar, eventuell handelt es sich auch um ein Synonym von *undata* (Müller 1776).

Aclypea sculpturata wurde aus Kaschmir (ohne nähere Angabe) beschrieben, eine Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen erfolgte nicht. Das vorliegende, zahlreiche Material aus Kaschmir zeigt überhaupt keine Unterschiede zu den Tieren aus Mittelasien; dies gilt insbesondere für die Flügeldeckenstruktur und den Aedoeagus (Abb. 12–13). Da sich zudem beide Areale berühren, ist eine Artentrennung nicht aufrecht zu erhalten, weshalb *sculpturata* Grouvelle 1903 als Synonym von *turkestanica* Reitter 1884 zu betrachten ist.

Verbreitung: In Mittelasien, westlich bis zum Kopet Dagh, im ganzen Tien Shan und im Pamir, östlich bis in den westlichen Himalaya (Kaschmir).

3.11. *Aclypea undata* (Müller 1776)

Aclypea undata verrucosa (Ménétries 1832) (NIKOLAEV 1990). **n. syn.**

Material: Mitteleuropäische Funde zahlreich, hier nicht einzeln aufgelistet. Spanien, Burgos, 1930, 1 ex. SMNS. – Spanien, Sra. de Guadarrama, Pto. Lozoya, 12. VII. 1974 leg. GFELLER, 1 ex. SMNS. – Spanien, Jaen, Santiago de J., Espada, 12. IV. 1984 leg. GFELLER, 1 ex. coll. GFELLER/Ostermundingen. – Spanien, Albacete, Masegoso, 14. IV. 1984 leg. GFELLER, 1 ex. coll. GFELLER/Ostermundingen. – Südtirol, Seis, 18. VI. 1912, 2 ex. SMNS. – Südtirol, Levico, 1917 leg. DUDICH, 1 ex. SMNS. – Abruzzen, Mte. Greco, leg. PAGANETTI, 1 ex. SMNS. – Abruzzen, Gran Sasso, Campo Imperial, 23. V. 1961 leg. RHEINWALD, 2 ex. SMNS. – ČS, Kosice, V. 1949 leg. TESAR, 3 ex. MHNG. – Rumänien, Banat, Herkulesbad, 1930–1931 leg. DORN, 2 ex. ZMB. – Rumänien, Rhodope Gebirge, Pamporovo, 30. VI. 1966 leg. ERMISCH, 1 ex. ZMB. – Bulgarien, Vitosa, 2100 m, 1. VI. 1956 leg. BALOGH, 5 ex. HNHM. – Slowenien, Ljubljana, VI. 1969 leg. HEES, 1 ex. SMNS. – Bosnien, Jel. Snica, leg. HOFFMANN, 1 ex. ZMB. – Montenegro, Durmitor, Todoro Do, 1800 m, 2. VII. 1958 leg. KASZAB & SZEKESSY, 2 ex. HNHM. – Montenegro, Durmitor, Zmijinje Jezero, 1400 m, 29. VI. 1958 leg. KASZAB & SZEKESSY, 1 ex. HNHM. – YU-Makedonien, Ochrid-See, 9.–13. VII. 1975 leg. NIEHUIS, 1 ex. SMNS. – YU-Makedonien, Sar Planina, C. Pasina, 2000 m, 8. VI. 1975 leg. KRÄTSCHMER, 2 ex. SMNS. – YU-Makedonien, Bistra Planina, 2000 m, V. 1979 leg. KRÄTSCHMER, 3 ex. SMNS. – YU-Makedonien, Oetesevo, Prespa See, V. 1976 leg. KRÄTSCHMER, 2 ex. SMNS. – GR, Epirus, Katára-Paß E Métsovo, 1700 m, 19. IV. 1994 leg. SCHAWALLER, 1 ex. SMNS. – GR, Nomós Kavála, Pangéo, Gipfelregion, 1700 m, 30. IV. 1994 leg. BENSE, 2 ex. SMNS. – GR, Vérmio, oberhalb Séli, 1600 m, 2. V. 1994 leg. SCHAWALLER, 1 ex. SMNS. – GR, Vérmio, Kato Vérmion, 1300 m, IV. 1977 leg. KRÄTSCHMER, 2 ex. SMNS.

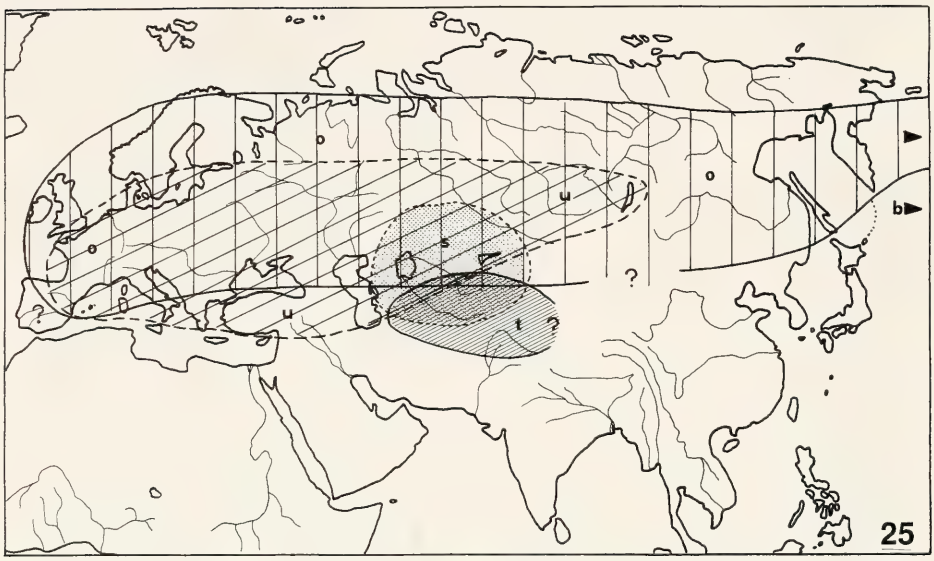


Abb. 25. Verbreitung der *Aclypea*-Arten. – b. *bituberosa* (nur Nordamerika); – o. *opaca*; – s. *sericea*; – t. *turkestanica*; – u. *undata*.

– GR, Morea, Kalávryta, leg. Holtz, 1 ex. ZMB. – Asia minor, Bulghar-Dagh, leg. Bodemeyer, 1 ex. SMNS. – Türkei, Sultan Dag, 1800 m, 26. VI. 1976 leg. Blumenthal, 1 ex. NHMB. – Türkei, Konya, Umg. Bademli, 20 km N Cevizli, 1500–1800 m, 27. VI. 1992 leg. Behne, 1 ex. DEI. – Türkei, Artvin, massif de Kacbar, 2000 m, 21. VII. 1973 leg. Vit, 1 ex. MHNG. – Türkei, Erzurum, Askale, 13. IV. 1989 leg. Szalóki, 3 ex. NHHM. – Anatolia bor., Pass N Cambasi (Ordu), 1700 m, 23. VII. 1973 leg. Heinz, 1 ex. SMNS. – Anatolia bor., Egribelpaß, 1800 m, 24.–25. VII. 1973 leg. Heinz, 1 ex. SMNS. – Anatolia centr., Erciyas-dag (Paßhöhe), 2000 m, 11. VIII. 1971 leg. Heinz, 1 ex. SMNS. – Anatolia centr., Sultan-dag, S Aksehir bei Cankurtaran, 1500–1700 m, 15. IV. 1973 leg. Heinz, 2 ex. SMNS. – Anatolia merid., 20 km N Ordu, 10. III. 1977 leg. Scheuern, 1 ex. SMNS. – Anatolia merid., Irmasan Paß NE Akseki, 1300–1350 m, 4. IV. 1978 leg. Korell, 2 ex. SMNS. – Syrien, Akbes, leg. Buchta, 2 ex. ZMB. – Syrien, Ain-lab, 4 ex. SMNS. – Rußland, Moscow, V. 1926 leg. Arnoldi, 1 ex. ZMUM. – Crimea, Sevastopol area, 24. III. 1937 leg. Arnoldi, 1 ex. ZMUM. – Rostov-on-Don area, Kamensk, 24. IV. 1950 leg. Arnoldi, 1 ex. ZMUM. – Caucasus, Kuban, Ust-Laba, 17. V. 1921 leg. Arnoldi, 1 ex. ZMUM. – N Caucasus, Terek Valley, Starogladkovskaia, 1. VI. 1928 leg. Arnoldi, 1 ex. ZMUM. – N Caucasus, Krasnodar, 3. X. 1920 leg. Arnoldi, 1 ex. ZMUM. – NW Caucasus, Maikop Distr., 1800–2100 m, VII.–VIII. 1933 leg. Arnoldi, 7 ex. ZMUM. – Kaukasus, Ossetien, Sameba pr. Gergeti, 1800–2500 m, 6. VII. 1988 leg. Wrase, 1 ex. SMNS. – Nord-Ossetien, Odzhonikidze, 1200 m, 1. VI. 1976 leg. Rataj, 1 ex. SMNS. – Georgia, South Osetia, VI. 1929 leg. Busch, 1 ex. ZMUM. – Armenien, Sevan, 2500 m, 21. V. 1976 leg. Rataj, 3 ex. SMNS. – Armenien, Tzach kadzor, V. 1967, 1 ex. SMNS. – Armenia, Megri (= Tashtun) Pass, 2500 m, 27. IV. 1983 leg. Januschev, 1 ex. ZMUM. – Armenia, Megri Distr., above Kuris, 1500 m, 26. IV. 1983 leg. Golovatch, 1 ex. ZMUM. – Armenia, Kafan, 27. IV. 1983 leg. Golovatch, 1 ex. ZMUM. – Armenia, Arax River, Surmali, IV. 1925 leg. Bedelian, 1 ex. ZMUM. – Kaspisches Meer Gebiet, Petrowsk, 1897 leg. Korb, 1 ex. HNHM. – Kaspisches Meer Gebiet, Lenkoran, 1897 leg. Korb, 4 ex. HNHM. – Iran, Aserbeidshan, Kalan, Arasberan Wildlife Refuge, 2450–2650 m, 6.–10. VI. 1978 leg. Martens & Pieper,

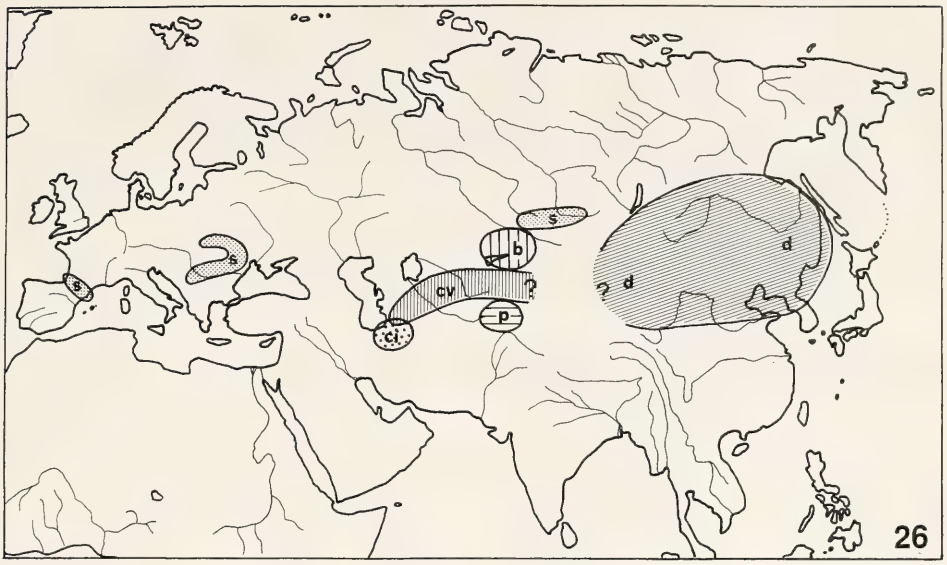


Abb. 26. Verbreitung der *Aclypea*-Arten. – b. *bicarinata*; – ci. *cicatricosa*; – cv. *calva*; – d. *daurica*; – p. *pamirensis*; – s. *souverbiei*.

5 ex. SMNS. – Iran, Aserbeidshan, zwischen Makidi und Mahmudabad, 2000–2300 m, 6. VI. 1978 leg. Martens & Pieper, 4 ex. SMNS. – Turkmenien, Karakala Distr., Iol-Dere Schlucht, 4. VI. 1966 leg. Tikhomirova, 1 ex. SMNS. – Sibirien, Irkutsk, Podkamennaya, 17. V. 1992 leg. Shilenkov, 2 ex. SMNS.

Diagnose: Oberseite kahl (Abb. 24). Pronotum gleichmäßig punktiert, ohne glänzende Stellen. Elytren-Rippen entweder fast gleichartig mit etwas erhabener Humeralrippe, oder innere Rippen teilweise oder vollständig reduziert. Zwischenräume neben der feinen Grundpunktierung mit Querrunzeln, die selten fast völlig fehlen und oft kräftig entwickelt sind. Calus schwach ausgeprägt. Aedoeagus Abb. 6. Körperlänge 13–18 mm.

Anmerkung: Die Ausprägung der Elytren-Struktur ist außerordentlich variabel, auch innerhalb einer Population. Eine allein auf diesem Merkmal gründende Subspezies-Aufspaltung (ssp. *verrucosa*, Nikolaev 1990) erscheint nicht nachvollziehbar und bleibt hier unberücksichtigt.

Verbreitung: Europa (insbesondere im Osten und im Südosten), Kleinasien, Kaukasus, nördlicher Iran, Ural, westliches Mittelasien und westliches Sibirien (östlich bis zum Altai und Sajan).

4. Literatur

Anderson, R. S. & Peck, S. B. (1984): Bionomics of Nearctic species of *Aclypea* Reitter: Phytophagous „Carrion" Beetles (Coleoptera: Silphidae). – Pan-Pacif. Entomologist **60**: 248–255; San Francisco.

Emetz, V. M. (1975a): Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei Nr. 358. Silphidae und Liodidae (Coleoptera). – Folia ent. hung. **28**: 57–71; Budapest.

– (1975b): On the fauna of Silphidae (Coleoptera) of the Mongolian Peoples Republic. – Fauna Mongolia **3**: 99–107; Leningrad. [in russisch]
– (1977): Tribus Silphini (Coleoptera, Silphidae) im Osten der USSR. – Trudy biol.-bodenk. Inst. Wladiwostok (NS) **46** (149): 35–42; Wladiwostok. [in russisch]
NIKOLAEV, G. V. (1990): The species of the genus *Aclypea* Rtt. (Coleoptera, Silphidae) of the USSR fauna. – Trudy zool. Inst. Alma Ata **45**: 38–45; Alma Ata. [in russisch]
PECK, S. B. & MILLER, S. E. (1993): A catalog of the Coleoptera of America north of Mexico. Family: Silphidae. – Agriculture Handbook **529–28**: 1–24; Washington.
PORTEVIN, G. (1926): Les grands nécrophages du globe. Silphini, Necrodini, Necrophorini. – Encycl. ent. **6**: 1–270; Paris.
– (1943): Silphides nouveaux ou peu connus (Coleoptera). – Revue fr. Ent. **10**: 47–48; Paris.
RJABUKHIN, A. S. (1990): A new species of carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) from the North-East of the USSR. – Zool. Zh. **69**: 140–142; Moskau.

Anschrift des Verfassers:

Dr. WOLFGANG SCHAWALLER, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

QH
5
S932
NH

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 542	20 S.	Stuttgart, 10. 9. 1996

Neue und verkannte *Onthophagus*-Arten aus der orientalischen Region (Coleoptera: Scarabaeidae)

New and misinterpreted *Onthophagus*-Species from the Oriental Region (Coleoptera: Scarabaeidae)

SMITHSONIAN
APR 4 1997
LIBRARIES

Von Joachim Scheuern, Westum

Mit 50 Abbildungen

Summary

The lectotypes of *Onthophagus pardalis* (Fabricius) and *O. amicus* (Gillet) are designated, of the latter 7 paralectotypes. The new species *O. (Colobonthophagus) neocolobus* **n.sp.** (= *O. pardalis* sensu Balthasar 1963) (India) *O. (Colobonthophagus) poggii* **n.sp.** (Burma), and *O. schawalleri* **n.sp.** (Nepal, Indien) are described, keys of these groups of species are provided. Taxonomy and distributions of the similar species *O. amicus* (Gillet), *O. furcicollis* (Arrow) and *O. schawalleri* **n.sp.** are treated.

Zusammenfassung

Die Lectotypen von *Onthophagus pardalis* (Fabricius) und *O. amicus* (Gillet) – von letzterem zudem 7 Paralectotypen – werden designiert. Die neuen Arten *O. (Colobonthophagus) neocolobus* **n.sp.** (= *O. pardalis* sensu Balthasar 1963) (Indien) *O. (Colobonthophagus) poggii* **n.sp.** (Burma) und *O. schawalleri* **n.sp.** (Nepal, Indien) werden beschrieben und Bestimmungstabellen dieser Artengruppen vorgelegt. Taxonomie und Verbreitung der ähnlichen Arten *O. amicus* (Gillet), *O. furcicollis* (Arrow) und *O. schawalleri* **n.sp.** werden behandelt.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Abkürzungen und Dank 2
3. Taxonomie einiger *Onthophagus*-Arten 3
   3.1. Diskussion 3
   3.2. Bestimmungstabelle 3
   3.3. Die Arten 3
4. Subgenus *Colobonthophagus* Balthasar 1935 10
   4.1. Diskussion 10
   4.2. Bestimmungstabelle zu den asiatischen *Colobonthophagus*-Arten 10
   4.3. Die Arten 13
5. Literatur 20

1. Einleitung

Als problematisch erweist sich die Identifizierung jener *Onthophagus*-Arten, deren sehr knappe, oberflächliche Beschreibungen zu Fehldeterminationen oder – wie Balthasar (1963) im Falle von *Onthophagus pardalis* (Fabricius 1798) vermutet – seit bereits über 80 Jahren zur Anwendung dieses Namens auf eine andere Art führt. Unzureichend erörterte ♂♂ medium und minor[1]) und ♀♀ oder Merkmale, die als besonders charakteristisch und mitunter als artspezifisch bewertet werden, wie zum Beispiel die auffallenden Kettenstreifen der Elytren von *Onthophagus amicus* (Gillet), erschweren das Erkennen ähnlicher Arten. Auf die Punktur bezogene Formulierungen wie „fein, grob, spärlich, dicht, . . ." sollten durch vergleichende Meßdaten objektiviert werden.

Die Untersuchung orientalischer Onthophagini zahlreicher Sammlungen und besonders der Typen erbrachte neben den Beschreibungen neuer und ungenügend bekannter Arten auch eine Klärung über den Verbleib des Typus von *Onthophagus pardalis*.

Bemerkung: Alle Exemplare, die den hier publizierten Abbildungen zugrunde lagen, tragen eine blaue, runde Markierung.

2. Abkürzungen und Dank

Abkürzungen

CAR:	Coll. D. Ahrens, Rostock
CKP:	Coll. Dr. O. Kabakov, St. Petersburg;
CPM:	Coll. Dr. R. Pittino, Milano;
CSW:	Coll. J. Scheuern, Westum;
DEI:	Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde;
HNHM:	Hungarian Natural History Museum, Budapest;
IRSNB:	Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles;
MCSNG:	Museo Civico di Storia Naturale, Genova;
MHNG:	Muséum d'Histoire Naturelle, Genève;
MNHNP:	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris;
MNHUB:	Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin;
NHMB:	Naturhistorisches Museum, Basel;
NKME:	Naturkunde-Museum Erfurt;
SMNS:	Staatliches Musem für Naturkunde, Stuttgart;
SMTD:	Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden;
UT:	Università di Torino;
ZMKU:	Zoologisk Museum Københavns Universitet.

Dank

Für die Ausleihe von Typen und insbesondere für die Überlassung von Belegexemplaren danke ich Herrn D. Ahrens (Rostock); Dr. M. Baehr (München); Dr. E. Barbero (Torino); Dr. M. Brancucci (Basel); Dr. Y. Cambefort (Paris); Dr. K. Desender und Dr. M. Cludts (Bruxelles); Dr. M. Hartmann (Erfurt); Dr. C. Johnson (Manchester); Dr. I. Löbl (Genève); Prof. Dr. J. Martens (Mainz); Dr. O. Martin (Kopenhagen); Dr. O. Merkl (Budapest); Dr. R. Pittino (Milano); Dr. R. Poggi (Genova); Dr. W. Schawaller (Stuttgart); Dr. H. Schönmann (Wien); Dr. M. Uhlig (Berlin); Herrn W. Zelenka (Wien) und Dr. L. Zerche (Eberswalde).

---

[1])♂♂ *mittlerer* und *kleiner* Körpergröße mit geringer entwickelten Sexualkennzeichen.

3. Taxonomie einiger *Onthophagus*-Arten

3.1. Diskussion

Die sehr ähnlichen Arten *O. amicus* (Gillet), *O. furcicollis* Arrow und *O. schawalleri* n.sp. aus Indien und den Himalaya-Staaten, ebenso die fernöstlichen Arten *O. dapcauensis* Boucomont (Vietnam, China, Taiwan), *O. ocellatopunctatus* Waterhouse (Japan) und *O. promontorii* Boucomont (Thailand, Südvietnam) sind ohne detaillierte Diagnose nur mit erheblichen Schwierigkeiten sicher anzusprechen. Sie zeichnen sich durch die großen Ocellen des Pronotum und die markant ausgebildeten Elytren-Streifen aus. Diese bestehen aus einer Reihe ocellenartig vergrößerten, dichtstehenden Ringen, so daß breite Kettenstreifen entstehen.

In Balthasars Tabelle (1963) steht *O. furcicollis* aufgrund der Fehldiagnose „Pygidium ungerandet", Thesis 781 (Scheuern 1988), isoliert. Das ♀ weist einen tief ausgerandeten und gezahnten Clypeus, das ♂ am Pronotum-Vorderrand eine Doppelgibbosität auf. Bei den ♀♀ von *O. amicus* und *O. schawalleri* n.sp. ist die Ausrandung des Clypeus breiter und nicht so markant, bei den ♂♂ von *O. furcicollis* und *O. schawalleri* **n.sp.** seicht. Die drei fernöstlichen Arten werden wegen ihrer anderen Verbreitung nicht behandelt.

3.2. Bestimmungstabelle

1 Hintere Pronotum-Hälfte völlig einfach ocelliert, Ocellen ungleich groß, schwach polyedrisch, Zwischenräume gewölbt, glatt, glänzend. Kettenringe der Elytren klein, ähnlich wie bei *O. schawalleri* n.sp. – ♂: Scheitel mit konischem Horn oder Höckerchen, Pronotum mit deutlicher Doppelgibbosität am Vorderrand. – ♀: Clypeus schmal, tief, dreieckig ausgerandet, mit groben, kaum verrunzelten Punkten. Die wulstige Scheitelleiste kurz, sie steht zwischen den Augenrändern und nimmt ca. ein Drittel des Augenabstandes ein. Abb. 21–26. Länge 3,3–4,5 mm; Indien, Himalaya . . . . . ***furcicollis***

– Die runden, nahezu gleich großen Pronotumocellen mit Raspelkörnchen, nur die basale Reihe einfach. Zwischenräume flach, erloschen chagriniert, schwach glänzend. – ♂: Scheitel mit ± langer, hoher Lamelle, beim ♂ minor und ♀ zu einer geraden Querleiste, die hinter den Augen steht und ca. die Hälfte des Augenabstandes einnimmt, reduziert. Pronotum einfach oder fast einfach. –♀ Clypeus breit ausgerandet 2

2 Kettenringe so groß wie oder etwas kleiner als die Pronotumocellen, der Abstand der Ringe zueinander meist kaum kleiner als ihr Durchmesser, Zwischenräume dreimal, Nahtzwischenraum zweimal so breit oder breiter. ♂ mit seicht, ♀ mit deutlich breit ausgerandetem, grob punktiertem und verrunzeltem Clypeus. – ♂ major: Basis der Scheitellamelle fast bis zu den Augen reichend, Ecken lappig, der schmale Lamellenteil fast rechteckig, Ecken in zwei stumpfe Zähne ausgezogen. ♂ medium: Nur mit rechteckiger Lamelle (ähnlich *O. amicus*). – ♂ minor und ♀: Mit schwacher Scheitelleiste. Abb. 2–11, Länge 3,2–4,4 mm; Nepal, Darjeeling, 850–2000 m (Abb. 1) . . . . ***schawalleri* n.sp.**

– Kettenringe meist etwas größer als die Pronotumocellen, der Abstand der Ringe zueinander meist nur halb so groß wie ihr Durchmesser, die Zwischenräume kaum doppelt, der Nahtzwischenraum 1,5 bis knapp zweimal so breit. Clypeus des ♂ stark, fast rechtwinklig, der des ♀ halbkreisförmig ausgerandet – ♂: Kopfbewaffnung ähnlich der des ♂ medium und minor von *O. schawalleri* n.sp. (Abb. 12–20). Länge 3,1 – 4,4 mm; Indien, Nepal, 1100–1500 m . . . . . ***amicus.***

3.3. Die Arten

3.3.1. *Onthophagus schawalleri* **n.sp.** (Abb. 1–11)

Holotypus ♂: Nepal Himalaya, Annapurna Mts., Syange, Marsyangdi Khola, 1100 m, leg. Ahrens 27. 5. 1993 (MNHUB).

Abb. 1. Verbreitung von *Onthophagus schawalleri* n.sp. in Nepal.

Paratypen: Daten wie der Holotypus (5 ♂♂, 2 ♀♀ MNHUB; 12 ♂♂, 9 ♀♀ NKME; 4 ♂♂, 2 ♀♀ SMTD; 5 ♂♂, 2 ♀♀ CAR; 5 ♂♂, 2 ♀♀ SMNS; 1 ♂ IRSNB; 1 ♀ CPM; 1 ♂ CKP; 6 ♂♂, 4 ♀♀ CSW); – Nepal Himalaya; Annapurna Mts.; Tatopani, 1100 m, leg. Ahrens 13. 6. 1993 (4 ♂♂, 4 ♀♀ MNHUB; 2 ♂♂, 2 ♀♀ NKME; 4 ♂♂, 4 ♀♀ SMTD; 4 ♂♂, 4 ♀♀ CAR; 1 ♂ MNHNP; 1 ♂, 1 ♀ SMNS; 3 ♂♂, 3 ♀♀ CSW); – Tatopani, 1100 m, leg. Ahrens 18. 3. 1994 (14 ♂♂, 10 ♀♀ MNHUB; 13 ♂♂, 10 ♀♀ SMTD; 14 ♂♂, 10 ♀♀ CAR; 2 ♂♂, 2 ♀♀ SMNS; 1 ♂, 2 ♀♀ IRSNB; 1 ♂ CPM; 1 ♂, 1 ♀ MCSNG; 1 ♂, 1 ♀ UT; 1 ♂, 1 ♀ ZMKU; 4 ♀♀ SMNS; 1 ♀ CKP; 1 ♂, 1 ♀ MHNG; 1 ♀ MNHUP; 13 ♂♂, 5 ♀♀ CSW); – Nepal Himalaya, Annapurna Mts., Dana, Kaligandaki Tal, 1500 m, leg. Ahrens 12. 6. 1993 (1 ♂, 1 ♀ MNHUB; 1 ♂, 1 ♀ SMTD; 1 ♂, 1 ♀ CAR; 2 ♂♂, 2 ♀♀ CSW); – Nepal Himalaya, Tal/Dharapani, Marsyangdi riv./ Gandaki, 1500–2000 m, leg. Ahrens 28. 5. 1993 (1 ♂, 2 ♀♀ MNHUB; 1 ♂, 1 ♀ SMTD; 1 ♂, 1 ♀ CAR; 1 ♂, 2 ♀♀ CSW); – Nepal Himalaya, Chhachok/Taprang Madi Khola/Gandaki (Kaski Distr.), 1300–1700 m, leg. Ahrens 11. 5. 1993 (1 ♂ MNHUB; 1 ♂ SMTD; 1 ♂ CAR; 1 ♂, 1 ♀ CSW); – Nepal Himalaya, Annapurna Mts., Kalikastan, 10 km E Pokhara, 1000 m, leg. Ahrens 9. 5. 1993 (1 ♂ MNHUB; 1 ♂ CSW; – Nepal Himalaya, Myagdi Distr., Tiplyan, Kali Gandaki, 1000 m leg. Ahrens 17. 3. 1994 (2 ♂♂, 3 ♀♀ MNHUB; 1 ♂, 3 ♀♀ SMTD; 2 ♂♂, 2 ♀♀ CAR; 1 ♂ SMNS; 2 ♂♂, 2 ♀♀ CSW); – Nepal Himalaya, Myagdi Distr., Darbang, Myagdi Khola, 1000 m, leg. Ahrens 13./14. 3. 1994 (1 ♂ MNHUB; 1 ♂ CSW); – Nepal, Annapurna Region, Umg. Tal, Hochebene, 1700 m NN, leg. Weigel 20. 9. 1992 (1 ♀ NKME; 1 ♀ CSW); – W Nepal, Buri Gandaki, Machka Khola/Kholabenesi, 1650 m, leg. Probst 29. 5. 1990 (1 ♂, 1 ♀ CSW); – C Nepal, Tama Koshi, SE Charikot, Kathmandu Valley, 900–1200 m, leg. Bhakta B. 16.–25. 6. 1987 (1 ♂ NHMB); – Nepal, Janakpur, Dolakha, Tama Koshi, 850–1100 m, leg. Brancucci 24.–29. 5. 1989 (1 ♂ NHMB; 1 ♂ CSW); – Sankhua Sabha Distr., Arun Valley bottom between Hedangna and Num, subtropical forest, 950–1000 m, leg. Martens & Schawaller 6.–8. 6. 1988. (1 ♂, 2 ♀♀ SMNS; 1 ♀ CSW); – Indien, Darjeeling, Mirike/Ghumba, 1400 m (KPG), leg. Ch.J. Rai 15. 5. 1986 (1 ♀ NHMB).

Diagnose: Kenntlich durch die hohe, oben ausgerandete, an der Basis breiten Scheitellamelle des ♂, das vorn fast einfache Pronotum, das von großen Ocellen mit Raspeln bedeckt und hinter den Vorderwinkeln ausgerandet ist. Elytren mit kleinen Kettenringen statt Streifen. – Oval, mäßig gewölbt, schwarz, schwach glänzend, Kopf und Pronotum mit starkem Metallschimmer. Kopfvorderrand und Beine rotbraun, je eine Humeralmakel, die apikale Elytren-Rundung, Mundorgane teilweise und Fühler gelbrot, Fahne angedunkelt. Kopf und Unterseite spärlich, Pronotum und Pygidium dicht, Elytren regelmäßig, am Apikalrand gestört zweireihig, Nahtzwischenraum einreihig, mäßig kurz, blaßgelb beborstet. Augen schmal.

Beschreibung: ♂. Kopf 1,25mal breiter als lang, Clypeus nicht vorgezogen, mit den Wangen kreisförmig verrundet, schmal aufgebogen, vorn schwach gerundet, seicht ausgerandet, daneben kaum gelappt. Vorderrand mäßig grob, dicht, dahinter mit zahlreichen sehr groben, tiefen, einfachen, etwas ungleich großen, dazwischen mit spärlichen, sehr feinen Punkten. Scheitelmitte ebenso, aber etwas spärlicher punktiert. Stirnmitte leicht beulig betont, eine Leiste als sehr feine Linie kaum angedeutet, hier fast glatt, die Wangen mit einigen groben Punkten. Die fein eingeritzten Wangennähte senden je eine glatte Fläche zu den dreieckig gerundeten, ausladenden Enden der sehr breiten Scheitellamelle. Diese ist nach hinten geneigt, steht zwischen den hinteren Augenrändern und ist so breit wie der mittlere Augenabstand. Die Lamellenmitte ist stark gerundet verschmälert und trägt eine beinahe rechteckige, oben doppelt ausgerandete, nach vorn geneigte Lamelle, deren Ecken in breite, divergierende, nach hinten gebogene abgerundete Zähne ausgezogen sind. Lamelle spärlich, fein, etwas raspelig punktiert. –

Pronotum stark gewölbt, Vorderwinkel spitz vorgezogen, von unten mit einer schmalen Lamelle, so daß dahinter eine Ausrandung entsteht. Vor den Hinterwinkeln schwach ausgerandet, Basis scharf gerandet, davor mit dichter Reihe einfacher

Ocellen, Mitte gewinkelt, hintere Pronotum-Mitte mit seichter Längsdepression. Vorn mit kaum auffallender, dreieckiger Betonung, ziemlich steil zum gerundeten Vorderrand abfallend. Mitte mit blaßgelbem, kurzem Hautsaum. Absturz mäßig dicht, fein raspelig punktiert. Scheibe dicht, groß ocelliert, die flachen Zwischenräume schmaler als der Ocellen-Durchmesser. Ocellen nahezu gleich groß, der Vorderrand mit deutlichen Körnchen, nach vorn und zu den Seiten stärker, zur Basis schwächer raspelig. Die glatte, glänzende Seitenbeule steht in Höhe der deutlichen Seitenrundung. –

Elytren mit Kettenstreifen, Pronotum-Ocellen so groß wie oder kaum größer als die Ringe, deren Abstand zueinander meist kaum kleiner als der Ringdurchmesser, Zwischenräume dreimal breiter. Diese deutlich gewölbt, die regelmäßig zweireihig gestellten, mäßig großen Raspelpunkte dichter an die Kettenstreifen gerückt, nur dicht vor der Apikalrundung gestört oder einreihig. Der Punktabstand entspricht einem Ringdurchmesser. Nahtzwischenraum einreihig punktiert, doppelt so breit wie ein Kettenring oder breiter, hinten stumpf kielartig betont, vorn kaum eingesenkt. 1. bis 2. Kettenstreifen am Apex vertieft. –

Scheibe des Pygidiums 1,4mal breiter als hoch, schwach gewölbt, gleich groß, queroval, gleichmäßig, seicht ocelliert, Ocellen-Abstand kleiner als ihr Durchmesser. Dicht an der flach gerundeten Basis und zur Spitze hin mit kleineren Ocellen. Rundum gerandet, Spitzenrandung sehr breit, glatt, untergebogen. Metasternum vorn deutlich stumpf dreieckig gibbös, Mittelfurche tief, breit, bis zum Hinterrand mit breitovaler Längsvertiefung. Scheibe mäßig dicht, unregelmäßig, grob raspelig, dazwischen spärlich, sehr fein punktiert. Zwischen Mittel- und Hinterhüften mit ungleich großen, gereihten Ocellen, deren Abstand kleiner ist als der Durchmesser. Sternite vorn mit einer Ocellen-Reihe. –

Vorderschienen innen mit kurzer, nach unten und außen gerichteter Spitze, mit vier dreieckigen Außenzähnen, dazwischen und zur Basis mit akzessorischen Zähnchen. Enddorn schlank, stumpf, nach außen und unten gerichtet. –

♂medium und minor: Clypeus deutlicher ausgerandet, eine gebogene Stirnleiste angedeutet. Scheitel mit einer rechteckigen Lamelle, die an der Basis drei Fünftel des hinteren Augenabstandes einnimmt, an den Ecken gerundete Zähne trägt oder bis zu einer schwachen geraden Leiste wie bei ♀♀ reduziert ist. –

♀. Clypeus deutlich gerundet bis schwach winklig ausgerandet, daneben gerundet gezahnt. Gesamter Kopf stark verrunzelt, die groben Punkte deutlich. Die stark gebogene, sehr schwache, in der Mitte leicht gehobene Stirnleiste entsendet beiderseits je eine glatte Fläche zur geraden, kurzen, sehr niedrigen Scheitelleiste, die dicht am Hinterrand steht und die Hälfte des hinteren Augenabstandes einnimmt. –

Pronotum stark gewölbt, einfach, dichter, größer als beim ♂ ocelliert, grober raspelig. –

Scheibe des Pygidiums kaum gewölbt, fast doppelt so breit wie hoch, Spitze mit sehr breiter, glatter, untergebogener Randung. –

Vorderschienen innen ohne Spitze, Außenzähne schlanker.

Genitalarmaturen: Abb. 6–11.

Maße: Holotypus ♂ Länge 4,5 mm, Elytren-Breite 2,7 mm. – Paratypen Länge 2,7–4,5 mm, Elytren-Breite 2,1–2,9 mm.

Derivatio nominis: Benannt nach Dr. Wolfgang Schawaller (Stuttgart) als Dank für freundschaftliche Zusammenarbeit.

Verbreitung: Nepal, Indien: Darjeeling, 850–2000 m, Abb. 1.

Vorkommen: Die Art wurde aus Eselkot auf sandigen Pfaden (Syange, Tatopani), aus Büffelkot auf einem sandigen Flußbett (Darbang), aus Menschenkot im subtropischen *Schima-Castanopsis*-Wald (Pokhara) und auf Viehweiden (Sikles, Chhachok, Tatopani) gesammelt (D. Ahrens in litt.).

3.3.2. *Onthophagus amicus* (Gillet 1925) (Abb. 12–20)

Lectotypus ♂, Paralectotypen (Nr. 1–7; 2 ♂♂, 5 ♀♀) (ehemals Syntypen): Spiti, Manikarn (Indes Angl.), leg. Babault, Mai 1914, ex Coll. Gillet. Syntype Nr. 1, J. J. Gillet, det., vend.: *Caccobius amicus*, R.M.H.N. Belg. 10.640. (IRSNB); hier designiert. –

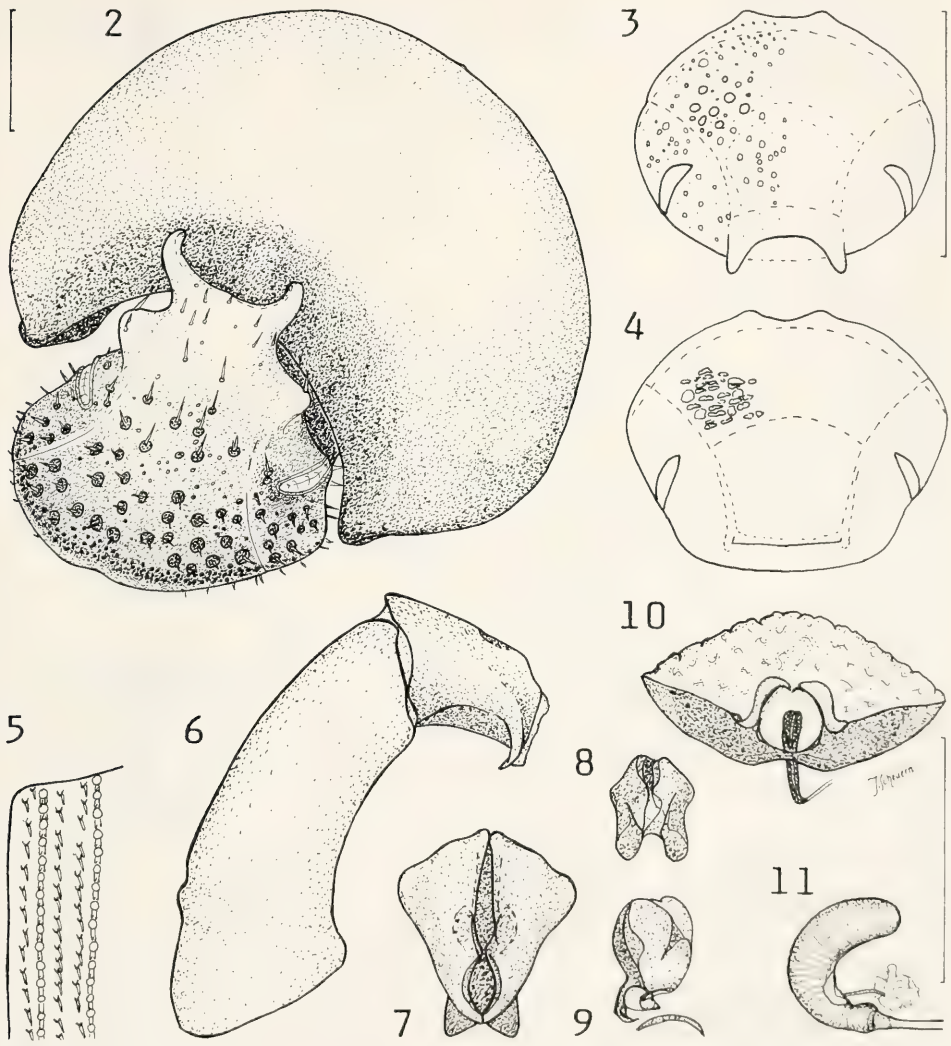


Abb. 2–11. *Onthophagus schawalleri* n.sp., Holotypus ♂, Paratypus Nr. 1 ♀; Syange. – 2. ♂ Kopf und Pronotum dorsolateral; – 3. ♂ medium, Kopf dorsal; – 4. ♀ dito; – 5. ♂rechte Elytrenbasis; – 6. Aedoeagus lateral; – 7. Parameren dorsal; – 8. Parameren-Spitzen frontal; – 9. Kopulationsspange; – 10. ♀ Vagina; – 11. Receptaculum seminis. – Maßstriche: 0,5 mm.

Weiteres Material: Indien, Darjeeling, Anbegh Kaman, 1.–4. 4. 1987, leg. Ch. J. Rai (1 ♀ CSW); – Nepal Himalaya, Annapurna Mts., Marsyangdi Khola, 1100 m, 27. 5. 1993, leg. Ahrens (2 ♀♀ CAR, CSW); – Kaligandaki Tal, 1500 m, 12. 6. 1993, leg. Ahrens (1 ♀ CSW).

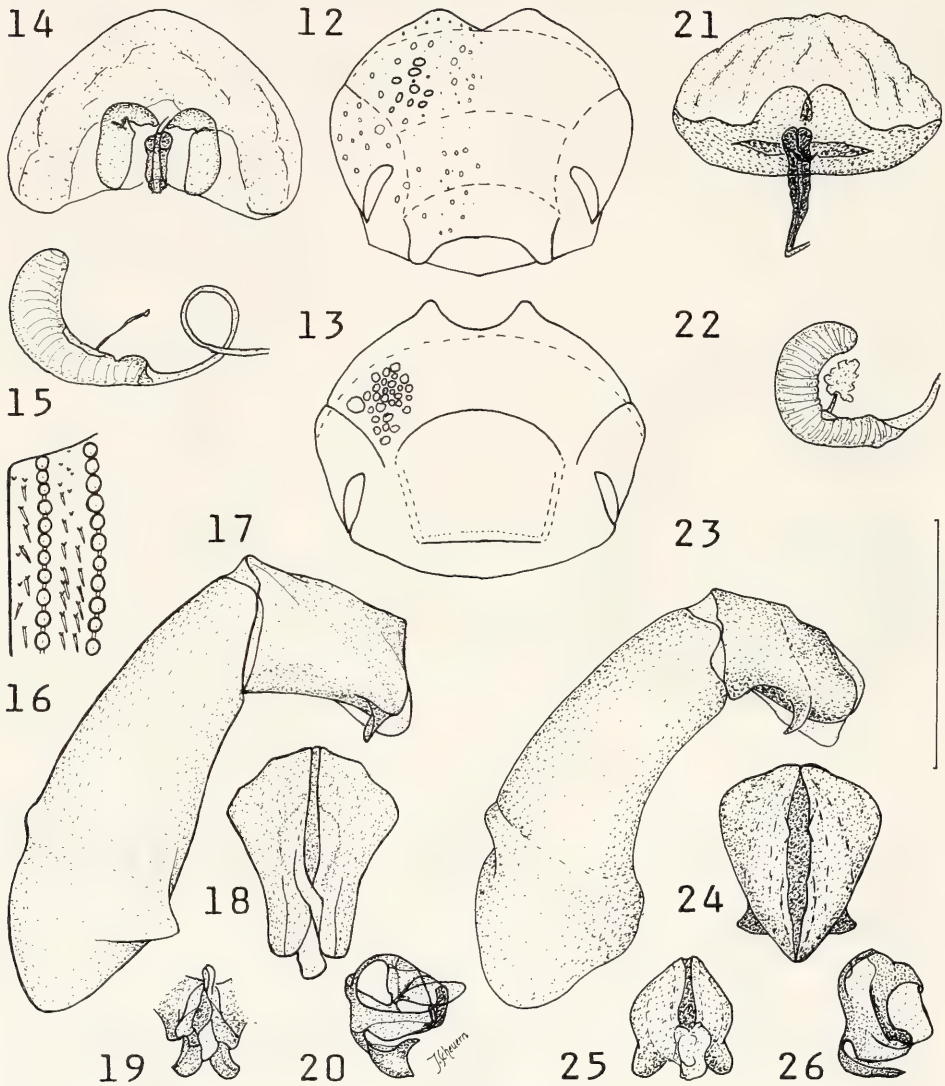


Abb. 12–20. *Onthophagus amicus* (Gillet), Lectotypus ♂, Paralectotypus Nr. 1 ♀; Spiti. – 12. ♂ Kopf dorsal; – 13. ♀ dito; – 14. Vagina; – 15. Receptaculum seminis; – 16. ♂ rechte Elytrenbasis; – 17. Aedoeagus lateral; – 18. Parameren dorsal; – 19. Parameren-Spitzen frontal; – 20. Kopulationsspange.

Abb. 21–26. *Onthophagus furcicollis* Arrow, ♂, Bhutan, Sarbang; ♀, Indien, Gangani. – 21. ♀ Vagina; – 22. Receptaculum seminis; – 23. ♂ Aedoeagus lateral; – 24. Parameren dorsal; – 25. Parameren-Spitzen frontal; – 26. Kopulationsspange. – Maßstrich: 0,5 mm.

Diagnose: Kenntlich durch die hohe, oben ausgerandete Scheitelleiste des ♂, das vorn fast einfach abfallende, mit großen Ocellen und Raspelkörnern bedeckte Pronotum, den hinter den Vorderwinkeln ausgerandeten Seiten und den großen Kettenringen statt Elytren-Streifen. – Oval, mäßig gewölbt, schwarz, schwach glänzend, Vorderkörper mit deutlichem Kupferschimmer. Kopf- und Pronotum-Vorderrand, Beine, je eine Humeralmakel und die apikale Elytren-Rundung rotbraun, Mundorgane und Fühler gelbrot, Fahne etwas angedunkelt. Kopf, Pygidium und Unterseite spärlich, mäßig lang, Pronotum dichter, Elytren überwiegend zweireihig, blaßgelb beborstet. Augen schmal.

Beschreibung: ♂. Clypeus stark, fast rechtwinklig ausgerandet, Zähne aufgebogen, daneben gerundet, etwas größer als die Stirn, groß, etwas querraspelig, dazwischen spärlich punktiert, Wangen schwach abgesetzt, Stirnmitte beulig erhöht, mit sehr schwacher, kaum gebogener, kurzer Leiste. Die fein geritzten Wangennähte setzen sich als niedrige, glatte Wülste in Richtung Scheitelleiste fort. Diese steht zwischen den Augenrändern, ist nach hinten geneigt und nimmt an der Basis zwei Drittel, oben drei Fünftel des hinteren Augenabstandes ein. Scheitelleiste hoch, gerade, fast rechteckig, Ecken in breite, stumpfe, nach hinten gebogene Zähne ausgezogen, dazwischen breit gerundet ausgerandet, vorn grob, rund, zerstreut punktiert. –
Pronotum stark gewölbt, Vorderwinkel spitz vorgezogen, von unten mit einer Lamelle, so daß dahinter eine Ausrandung entsteht. Vor den Hinterwinkeln deutlich ausgerandet, Basis scharf gekantet, nur die Mitte winklig gerandet. Mitte der hinteren Pronotum-Hälfte mit deutlicher, breiter Längsdepression, vor der Basis gefurcht, mit einer Reihe einfacher Ocellen. Vorn in der Mitte mit schwacher, spitzer Beule, davor lang, steil abfallend. Absturz in der Mitte mit feinen, spärlichen Raspeln, zu den Vorderwinkeln in kleine Ocellen übergehend. Scheibe dicht, groß ocelliert, Zwischenräume kleiner als der Ocellen-Durchmesser. Ocellen mit winzigem Körnchen, auch vorn und zu den Seiten stärker raspelig, die glatte, glänzende Seitenbeule in Höhe der deutlichen Seitenrundung. –
Elytren mit Kettenringen, Pronotum-Ocellen meist etwas kleiner als die Ringe, deren Abstand zueinander maximal halb, Zwischenräume kaum doppelt so breit, Nahtzwischenraum 1,5mal bis knapp zweimal breiter als ein Kettenring. Zwischenräume schwach gewölbt, uneben aufgrund der zweireihigen, großen, dicht an die Ringe gestellten Raspelpunkte, deren Abstand zueinander einem Ringdurchmesser entspricht. Am Apex unregelmäßiger, die äußeren Zwischenräume grober punktiert. Nahtzwischenräume einreihig punktiert, vorn vertieft, hinten erhöht, 1. bis 2. Kettenring vertieft. –
Scheibe des Pygidiums 1,6mal breiter als hoch, sehr schwach gewölbt, unregelmäßig groß, mäßig dicht, etwas quer ocelliert. Rundum, die Spitze breit gerandet, Basis flach gerundet. Metasternum mit stumpf-dreieckiger Gibbosität, Mittelfurche breit, vor dem Hinterrand mit einer längsovalen Grube. Scheibe zu den Mittelhüften hin spärlich, grob, leicht raspelig punktiert, neben der Furche glatt. Zwischen den Hüften groß, dicht ocelliert, Ocellen-Abstand kleiner als der Durchmesser. –
Vorderschienen innen mit kurzer Spitze, mit vier Außenzähnen, dazwischen und zur Basis mit akzessorischen Zähnchen. Enddorn spitz, schlank, nach außen und unten gekrümmt. –
♂ minor: Clypeus mehr gerundet ausgerandet, die schwache Scheitelleiste mit leicht erhöhten Ecken.

♀. Clypeus halbkreisförmig ausgerandet, stärker und dichter als beim ♂ punktiert, etwas verrunzelt. Die gebogene Stirnleiste stärker als die wulstartige, ganz hinten stehende Scheitelleiste, diese nimmt zwei Drittel des Augenabstandes ein. Pronotum einfach gewölbt, dichter, größer, grober raspelig als beim ♂ ocelliert. – Vorderschienen innen ohne Spitze.
Genitalarmaturen: Abb. 14–15, 17–20.

Maße: Lectotypus Länge 4,0 mm, Elytren-Breite 2,5 mm. – Paralectotypen Länge 3,1–4,4 mm, Elytren-Breite 2,3–2,7 mm.

3.3.3. *Onthophagus furcicollis* Arrow 1931

Material: India, Darjeeling, Chuba Busty, 1080 m, 18. 4. 1984 leg. Bhakta B., (1 ♀ NHMB); – E Nepal: Koshi, Arun valley near Num, 1050 m, 22. 4. 1984, (1 ♂ CSW); – Sankhua Sabha Distr., Arun Valley bottom between Hedangna and Nun, subtropical forest, 950–1000 m, 6.–8. 6. 1988, leg. Martens & Schawaller (18 ♂♂, 7 ♀♀ SMNS, CSW); – Taplejung Distr.: confluence of Kabeli Khola and Tada Khola, 1000–1050 m, mixed broad-leaved forest, 23.–25 4. 1988, leg. Martens & Schawaller (1 ♀ SMNS); – Nepal, Kathmandu Valley, Bagmati river, 1200 m NN, 11. 10. 1992, leg. Weipert (1 ♂ NKME, 1 ♀ CSW); – Himalaya, Sikles Umgebung Gandaki (Kaski Distr.), S Annapurna Geb., 1600–2000 m, 12.–16. 5. 1993, leg. Ahrens (1 ♂ CAR); – Annapurna Mts., Syange, Marsyangdi Khola, 1100 m, 27. 5. 1993, leg. Ahrens (3 ♂♂, 3 ♀♀ CAR, CSW); – Dana, Kaligandaki Tal, 1500 m, 12. 6. 1993, leg. Ahrens (4 ♂♂, 4 ♀♀ CAR, CSW); – Tatopani, 1100 m, 13. 6. 1993, leg. Ahrens (4 ♂♂, 5 ♀♀ CAR, CSW); – Sikkim, Yahsam, 8. 5. 1979, leg. Bhakta B. (1 ♂ CSW); – E Nepal, Koshi, Simraghat, 500 m, leg. Holzschuh 12./13. 6. 1985 (1 ♂ NHMB); – C Nepal, Janakpur, Kabre-Koshi Khola SE Charikot, 900–1200 m, 5.–10. 6. 1987, leg. Holzschuh (4 ♂♂, 5 ♀♀ NHMB); – Kaski Distr., Sharankot bei Pokhara, 1500 m, 26. 2. 1994, leg. Ahrens (1 ♀ CAR); – Myagdi Distr., Darbang, Myagdi Khola, 1000 m, 13./14. 3. 1994, leg. Ahrens (1 ♂ CAR, 1 ♀ CSW); – Tatopani, 1100 m, 18. 3. 1994, leg. Ahrens (2 ♂♂ CAR, 1 ♂ CSW); – Bhutan, Samchi, 300 m Nat.-Hist. Mus. Basel, Bhutan Expedition, 7.–11. 5. 1972 (2 ♂♂ NHMB). – Assam, coll. Kraatz (1 ♀ DEI). – Weitere Daten: siehe Scheuern (1988).

4. Subgenus *Colobonthophagus* Balthasar 1935

4.1. Diskussion

Balthasar (1963) vermerkt richtig, daß Boucomont (1914) *Onthophagus pardalis* (Fabricius 1798) falsch deutet und verfaßt eine Diagnose, die sich eng an Arrow (1931) anlehnt. Arrow beschreibt exakt ♂♂ und ♀♀ als *O. pardalis*, die eindeutig zum Subgenus *Colobonthophagus* gehören: "There is a slight tubercular elevation upon the suture just behind the base" (p. 285) und "The teeth of the front tibia are set at a right angle to its inner edge and the spur forms a very short broad plate" (p. 286). Der als verschollen geglaubte Typus von *O. pardalis* ♂ dagegen weist diese Merkmale nicht auf und ähnelt weder dem *O. pardalis* sensu Balthasar (1963) noch dem *O. ensifer* Boucomont 1914. Der Typus von *O. pardalis* (Fabricius 1798) wird hier als Lectotypus ♂ designiert und ist im Zoologischen Museum Kopenhagen deponiert. Weitere Untersuchungsergebnisse zu der Untergattung *Colobonthophagus* sind bei Scheuern (1995) niedergelegt.

4.2. Bestimmungstabelle zu den asiatischen *Colobonthophagus*-Arten

Die Bestimmungstabelle des Subgenus *Colobonthophagus* wird für die ♂♂ ab Thesis 10 (15) bei Balthasar (1963), und für die ♀♀ völlig neu verfaßt.

♂♂

1 Clypeus vorn ausgerandet 2
– Clypeus vorn abgerundet oder abgestutzt 5

2 Clypeus nicht vorgezogen, sehr schwach ausgerandet, daneben gerundet. Augenzähne kaum angedeutet, Scheitel mit einer niedrigen Leiste, die mehr als die Hälfte des Augenabstandes einnimmt. Mitte der Stirnleiste dreieckig gehoben, dahinter deutlich vertieft. Gesamter Kopf dicht, grob einfach punktiert, Fühlerfahne gelbrot. Elytren-Zwischenräume deutlich gewölbt, Körper schwarzbraun. 6,6–7,6 mm; Burma . . . . . *poggii* **n.sp.**
– Scheitel mit einem Zentralhorn, das zu einem Höcker reduziert sein kann oder mit hornartig verlängerten Augenzähnen 3

3 Sehr variable Art, Parameren lateral schwach konvergierend, die Spitzen divergierend. Oberseite schwach chagriniert, mäßig stark, oft metallisch glänzend. Fühlerfahne rein gelbrot. Clypeus kaum vorgezogen, deutlich bis stark ausgerandet, daneben gezahnt, einheitlich, mäßig dicht, mäßig grob, einfach, nicht verrunzelt punktiert. Punktabstände von Halbmesser- bis Durchmessergröße. Scheitelbewaffnung sehr variabel. ♂ major: Augenzähne in gerade Hörner verlängert, dazwischen oft mit einem Hörnchen oder Körnchen, auch glatt. ♂ minor: Augenzähne zu Wülsten reduziert, Scheitelmitte mit einem konischen Horn, das hinten abgeflacht sein kann. Pronotum-Vorderrand gerundet gerandet, Scheibenpunktur tief, nicht ocelliert, sehr variabel: ungleich groß, mäßig grob, mäßig dicht, auch mäßig fein und spärlich. Elytren-Zwischenräume schwach gewölbt, Nahtbeule rund bis oval, meist mit der von oft ungleich großen Punkten zerstochenen Nahtwölbung verbunden. 7,0–10,5 mm; von Mittelindien, Nepal bis Nordchina, Taiwan, Sunda-Inseln . . . . . *tragus*
– Oberseite chagriniert, matt, schwarz, Fühlerfahne schwarz. Scheitel mit einem Horn oder Höcker, die Basis schwach oder deutlich lamellenartig verbreitert. Augenzähne niedrig, spitz dreieckig bis kurz, auch meißelartig. Pronotum-Vorderrand hinter dem Kopfhorn leicht bis deutlich winkelig gerandet. Scheibenpunktur ungleich groß, fein bis mäßig grob, mäßig spärlich, seicht ocellenartig. Elytren-Zwischenräume flach, Nahtbeule rund, isoliert, Nahtzwischenraum ab der Mitte gewölbt 4

4 Parameren lateral schwach konvergierend, Spitzen parallel. Clypeus schwach vorgezogen, stark ausgerandet, daneben lappig gezahnt. Clypeus dicht, mäßig grob, etwas quer, leicht verfließend punktiert, Zwischenräume rippenartig. Stirnleiste schwach gebogen, vor ihr neben den Wangennähten mit Rudimenten einer zweiten Leiste. Stirnleiste mit den scharfkantigen, spitzdreieckigen, lateral abgeflachten Augenzähnen kielartig verbunden. Scheitelmitte oft schwach kielartig erhöht, chagriniert, hinter der Stirnleiste mäßig fein punktiert, der Punktabstand entspricht dem Durchmesser. Zentralhorn mit lamellenartiger Basis. Pronotum-Scheibe mäßig dicht, ungleich groß, mäßig fein bis mäßig grob, seicht ocellenartig punktiert. Punktabstand meist so groß wie der Durchmesser. Pronotum-Vorderrand hinter dem Kopfhorn leicht gewinkelt. Elytren-Zwischenräume flach, Nahtzwischenraum mit einer Punktreihe, erst am Apex schwach erhöht. 8,5–11,0 mm; Afghanistan, Pakistan, Indien . . . . . *hindu*
– Parameren lateral stark konvergierend, Spitzen divergierend. Fühlerfahne dunkel. Clypeus stark konvergierend vorgezogen, breit, stark aufgebogen, deutlich ausgerandet, kaum gelappt. Clypeus-Mitte mäßig fein, mäßig dicht punktiert, Punktabstände größer als oder so groß wie der Durchmesser. Zu den Wangen hin dichter, grober punktiert, Zwischenräume schmal bis rippenartig. Stirnkante halbkreisförmig mit schwachen Kielen, die in die Innenkanten der meißelartigen, oben abgestutzten, frontal abgeflachten Augenzähne münden. Scheitel plateauartig erhöht, glatt, sehr spärlich, sehr fein punktiert. Punktabstände meist größer als der dreifache Punktdurchmesser. Pronotum-Scheibe doppelt spärlich, mäßig fein, seicht, schwach ocellig punktiert. Punktabstände meist größer als der doppelte Durchmesser. Pronotum-Vorderrand hinter dem Kopfhorn deutlich gewinkelt. Elytren-Zwischenräume flach, Nahtzwischenraum fein punktiert, ab der Mitte zum Apex leicht gewölbt. 9,5–11,2 mm; Mittelindien . . . . . *paliceps*

5 Clypeus vorn schwach gerundet bis abgestutzt, Augenzähne niedrig, kielartig, Pronotum vorn mit zwei Höckerchen, Scheibe doppelt, spärlich, mäßig fein punktiert, Punktabstand

meist größer als der Durchmesser. 7,5–9,5 mm; Indien [*O. pardalis* (F.) sensu Balthasar 1963] . . . . . ***neocolobus* n.sp.**

– Clypeus abgerundet, Augenzähne hoch, frontal meißelförmig abgeflacht. Pronotum mit trapezförmiger, vierhöckeriger Mittelgibbosität, Punktur einheitlich, spärlich, mäßig fein, Punktabstand so groß wie der doppelte Durchmesser oder größer. 8,5–10,0 mm; Südindien, Bombay, Burma . . . . . ***urellus.***

♀♀

1 Scheitel mit einer Leiste, die mindestens die Hälfte des Augenabstandes einnimmt . . . **2**

– Scheitel mit einem deutlich queren, oben oft ausgerandeten, fast leistenartigen Höcker . **3**

– Scheitel mit einem konischen, hinten oft abgeflachten Höcker, dessen Basis lamellenartig gestaltet sein kann **4**

2 Clypeus abgerundet. Stirnleiste verdoppelt, die hintere sehr kräftig, die vordere erreicht die Wangennähte, die Scheitelleiste erreicht die niedrigen Augenzähne. Pronotum vorn mit breiter, runder Gibbosität. 8,5–10,0 mm; Südindien, Bombay, Burma . . . . . ***urellus***

– Clypeus schwach ausgerandet. Stirnleiste einfach, schwach, nicht mit den Wangennähten verbunden; die Scheitelleiste nimmt ca. die Hälfte des Augenabstandes ein; Augenzähne sehr schwach, wulstartig. Pronotum vorn einfach gebaut. 6,6–7,6 mm; Burma . ***poggii* n.sp.**

3 Clypeus abgestutzt oder schwach ausgerandet, Stirnleiste verdoppelt, Kopfhorn schwächer quer, oben schwach ausgerandet oder abgestutzt. Pronotum spärlich, fein, ungleich groß punktiert, Punktabstand größer als der Durchmesser. 9,8–12,0 mm; Südindien, Punjab . . . . . ***bengalensis***

Clypeus abgerundet, vorgezogen, Stirnleiste verdoppelt, Scheitel mit einem hohen, queren, leistenartigen Höcker, der ca. ein Drittel des Augenabstandes einnimmt und entweder oben ausgerandet oder in der Mitte erhöht ist. Pronotum dicht, grob, ungleich groß punktiert, Punktabstand kleiner als der Durchmesser. 10,0–14,0 mm; Südindien, Bombay. . . . . ***ephippioderus***

4 Clypeus deutlich abgerundet **5**

– Clypeus stark bis schwach ausgerandet, auch abgestutzt erscheinend **6**

5 Stirnleiste halbkreisförmig gebogen, ihre Länge entspricht der Breite der ausgebuchteten Pronotumgibbosität. Pronotum ziemlich dicht, gleichförmig punktiert. Punktabstand kleiner als der Durchmesser. 7,5–8,5 mm; Burma . . . . . ***bison***

– Stirnleiste schwach gebogen. Pronotum vorn sattelartig vertieft, mit zwei undeutlichen Höckern, lateral undeutlich betont, kurz abfallend. Punktur der Scheibe mäßig dicht, mäßig grob, doppelt, unregelmäßig, Abstände meist größer als der Punktdurchmesser; zur Basis hin spärlicher und feiner punktiert. 8,0–9,0 mm; Süd- und Mittelindien [*O. pardalis* (F.) sensu Balthasar 1963]. . . . . ***neocolobus* n.sp.**

6 Elytren-Zwischenräume kaum feiner und kaum spärlicher als das Pronotum punktiert. Dieses vorn mit deutlicher Doppelgibbosität. 7,0–11,0 mm; China, Hongkong, Indochina. . . . . ***lunatus***

– Zwischenräume deutlich spärlicher und feiner als das Pronotum punktiert, dieses vorn fast einfach **7**

7 Beide Stirnleisten deutlich, Scheitel spärlich, mäßig fein punktiert, Punktabstand größer als der doppelte Durchmesser. Scheitel auch neben den deutlichen, spitzen Augenzähnen glatt und glänzend. 9,5–11,0 mm; Mittelindien . . . . . ***paliceps***

– Vordere Stirnleiste oft schwach, in der Clypeus-Verrunzelung verschwindend. Scheitel dicht, mäßig grob punktiert, Punktabstand kleiner als der Durchmesser, neben den niedrigen, wulstartigen Augenzähnen chagriniert **8**

8 Fühlerfahne partiell angedunkelt. Stirn zwischen den beiden Leisten wie der gesamte Clypeus quer verrunzelt. Hintere Stirnleiste kaum hinter der Kopfmitte situiert und durch einen deutlichen Kiel mit den Augenzähnen verbunden. Scheitelpunkte flach, dicht, Zwischenräume leicht rippenartig, chagriniert. Scheitelhorn mit schwach lamellenartiger Basis. Elytren-Zwischenräume flach, Nahtbeule knopfförmig, gut von der Nahtwölbung isoliert. Diese mit einer Reihe grober, dazwischen feiner Punkte. Infundibulum der Vagina dreimal

länger als breit. 8,5–11,0 mm; Afghanistan, Pakistan, Indien . . . . . *hindu*

– In fast allen Merkmalen sehr variable Art. Fühlerfahne stets rein gelbrot. Stirn zwischen den beiden Leisten mit deutlicher, grober Punktur, hintere Stirnleiste deutlich hinter der Kopfmitte situiert, Stirnleiste und Augenzähne mit separaten Kielen. Scheitel tiefer, weniger dicht punktiert, Zwischenräume flach, mehr oder weniger chagriniert, Mitte glänzender, Hornbasis nicht lamellenartig, hinten höchstens abgeflacht. Elytren-Zwischenräume mehr oder weniger gewölbt, Nahtbeule länglich, in die Nahtwölbung übergehend, diese oft unregelmäßig grob zerstochen. Infundibulum doppelt so lang wie breit. 7,0–10,5 mm; Mittelindien, Nepal bis Nordchina, Taiwan, Sunda-Inseln . . . . . *tragus.*

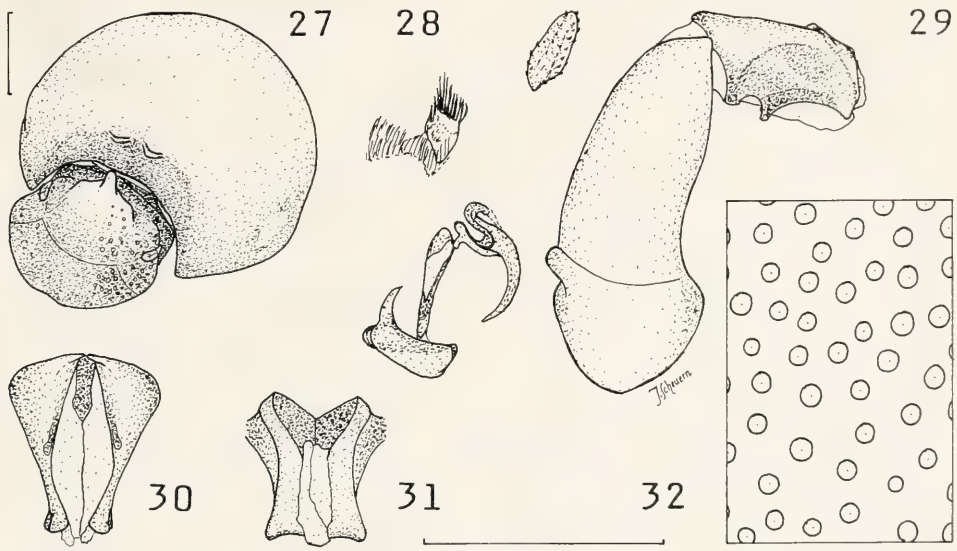


Abb. 27–32. *Onthophagus pardalis* Fabricius, Lectotypus ♂; Indien. – 27. Kopf und Pronotum dorsolateral; – 28. Kopulationsspangen und Raspula; – 29. Aedoeagus lateral; – 30. Parameren dorsal; – 31. Parameren-Spitzen frontal; – 32. Punktur der Pronotum-Scheibe. – Maßstriche: Abb. 27–30: 1 mm; Abb. 31–32: 0,5 mm.

4.3. Die Arten

4.3.1. *Onthophagus (Untergattung?) pardalis* (Fabricius 1798) (Abb. 27–32)

Lectotypus ♂: India orientali, D. Daldorff, Mus. D. de Sehestedt, handgeschriebenes Etikett „*pardalis*", ex coll. Kiel, I.35.22 (ZMKU); hier designiert.

Diagnose: Kenntlich durch die auffallend gebildeten Genitalarmaturen des ♂, den schwach ausgerandeten Clypeus, die zu einem Horn verjüngte Scheitellamelle und die beiden kräftigen Höcker am Pronotum-Absturz. – Schwach gewölbt, matt, Pronotum und Elytren kräftig, netzartig chagriniert, Kopf und Elytren-Streifen glänzend, schwarz, Pronotum vorn rötlich metallisch glänzend, Ecken der letzten Sternite rotbraun, Oberseite und Pygidium sehr kurz, Pronotum-Vorderwinkel und Unterseite etwas länger rotbraun behaart. Basalglied der Fühler vorn scharf gekantet, glatt, bis zum zweiten Glied rotbraun, die folgenden und die Fahne schwarz. Augen schmal.

Beschreibung: ♂. Kopf 1,3mal breiter als lang, Clypeus nicht vorgezogen, schwach ausgerandet, daneben stark gerundet, ohne Lappen, ohne Einkerbung in die sehr stumpfen Wangen übergehend. Stirnleiste stark gebogen, in der Mitte schwach; die deutlicheren Ecken reichen bis zu den fein eingeritzten Wangennähten. Die Scheitellamelle steht zwischen den Augenhinterrändern und nimmt die Hälfte des Augenabstandes ein. Hoch, Ecken deutlich, in der Mitte plötzlich zu einem konischen, kräftigen, abgestutzten Horn, das fast den Pronotum-Oberrand erreicht, verjüngt. Armaturen fast senkrecht stehend, hinten abgeplattet, vorn gerundet in die Stirn auslaufend. Gesamter Kopf mit einfachen, runden, sehr großen und spärlichen, feinen Punkten, die zum Scheitel hin feiner werden, versehen. Clypeus dicht, narbig, leicht quer verrunzelt, ungleich, Stirn spärlicher, Lamelle in den Ecken dichter, das chagrinierte Horn sehr fein, kaum sichtbar punktiert. –

Pronotum 1,6mal breiter als lang, Vorderrand gleichmäßig gerundet, in der Mitte mit breitem, gelbbraunem Hautsaum. Vorderwinkel spitz vorgezogen, dahinter nicht ausgerandet. Seiten schwach gerundet, vor den Hinterwinkeln deutlich ausgerandet. Basis verrundet, in der Mitte fein, zu den Seiten hin zerstochen, undeutlich gerandet, Mitte mit breiter, kurzer Depression. Über dem spärlich punktierten Absturz mit zwei kräftigen, querovalen, abgerundeten zahnartigen Höckern, deren Abstand kleiner als die Breite der Scheitellamelle. Scheibe schwach gewölbt, groß ocellenartig, einfach, rund, ziemlich dicht, zu den Seiten größer und dichter, zur Basis feiner, in der Depression verlöschend, dicht vor der Hinterkante nicht punktiert. Punktabstand sehr unregelmäßig, auf der Scheibe meist kleiner oder gleich dem Punktdurchmesser, zur Basis größer als dieser. –

Elytren tief, schmal gestreift, Streifen dicht, die Ränder kerbend punktiert, 7. stärker als der 6. Streifen geschwungen. Zwischenräume flach, fein, sehr schwach raspelig, fast zweireihig, nicht dicht, nach außen etwas grober, der vorn glänzende äußere Zwischenraum hinter der kräftigen Schulterbeule querrunzelig punktiert. Nahtzwischenraum vorn deutlich vertieft, hinten höher als der kaum eingesenkte 2. Zwischenraum. –

Pygidium 1,3mal breiter als hoch, mäßig gewölbt, ähnlich wie das Pronotum, nur tiefer punktiert, rundum gerandet, Basismitte gerundet. Metasternum vorn mit deutlicher, stumpfer Gibbosität, Mittelfurche vorn seicht, hinten schmal, spitz den Hinterrand einreichend, weit vor diesem mit seichter, längsovaler Grube. Scheibe neben der Furche fein, nach hinten und zu den Seiten grober als das Pronotum, dazwischen spärlich, sehr fein punktiert. Abstand der groben Punkte meist kleiner als deren Durchmesser. Vor den Hinterhüften ohne Punktreihe, davor ungleich, dicht, grob, wie die Metasternalscheibe punktiert. –

Vorderschienen innen in eine kurze Spitze verlängert, mit vier dreieckigen Außenzähnen und akzessorischen Zähnchen zur Basis. Apikaler Zahn schräg nach vorn gerichtet. Enddorn sehr schwach nach unten gebogen, normal schlank.

Genitalarmaturen: Abb. 28–31.

Maße: Länge 7,3 mm, Elytren-Breite 4,3 mm.

Beziehungen: Die Arten unter Thesis 310/377 bei Balthasar (1963) weisen keinerlei Ähnlichkeit mit *pardalis* auf. Die Genitalarmaturen erinnern an diejenigen der äthiopischen Art *O. alternans* Raffray 1877 (Zunino 1975).

Verbreitung: Indien (zusätzlich Äthiopische Region?).

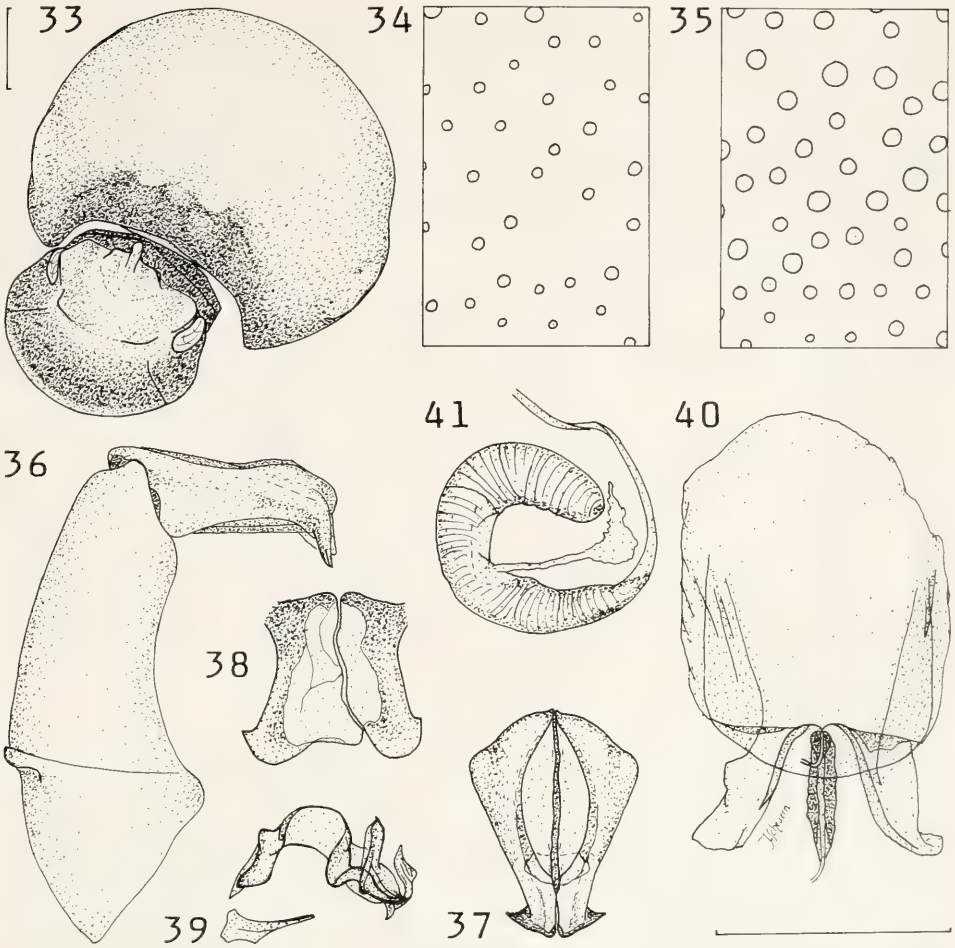


Abb. 33–41. *Onthophagus neocolobus* n.sp., Holotypus ♂; Paratypus Nr. 1 ♀; Karnataka.– 33. ♂; Kopf und Pronotum dorsolateral; – 34. Punktur der Pronotum-Scheibe; – 35. ♂ dito; – 36. ♂ Aedoeagus lateral; – 37. Parameren dorsal; – 38. Parameren-Spitzen frontal; – 39. Kopulationsspange; – 40. ♀ Vagina; – 41. Receptaculum seminis. – Maßstriche: Abb. 33, 36–37: 1 mm; Abb. 34–35, 38–41: 0,5 mm.

4.3.2. *Onthophagus (Colobonthophagus) neocolobus* **n.sp.** (Abb. 33–41)

Holotypus ♂: S India, Karnataka State, Chikmagalur, 4000 ft., V. 1982. I.R.S.N. coll., determiniert als *Onthophagus pardalis*, (UT).

Paratypen: Nr. 1+2: gleiche Daten wie der Holotypus, (Nr. 1: ♀ UT, Nr. 2: ♀ CSW); Nr. 3: Indes, ex coll. Gillet, Coll. R.I.Sc.N.B., Boucomont det. 1922: *Onthophagus ephippioderus* Arr., J.J. Gillet det., vend. *O. ephippioderus* Arr., R.M.H.N. Belg. 10.640 (1 ♀ IRSNB); Nr. 4: Inde: Neelghiris, Coll. J. Thomson, Coll. R.I.Sc.N.B., *O. pardalis* F., det. Thomson (1 ♂ CSW); Nr. 5: Belgaum S, Mus. Hauschild, 12–9–1914 (1 ♀ ZMKU).

Diagnose: Kenntlich durch den abgerundeten Clypeus, die zu einem Horn verjüngte Scheitellamelle, die sattelartige Mittelgibbosität mit kräftigen Höckern und seitlichen Betonungen am Pronotum-Absturz des ♂. Breit-oval, Vorderkörper glänzend. Kopfscheitel nicht, Clypeus fein rissig, Pronotum fast erloschen, Elytren und Pygidium deutlich, fein netzmaschig chagriniert, ziemlich matt. Schwarzbraun, Epipleuren und Apikalrandung der Elytren aufgehellt. Elytren mit sehr kurzen, kaum sichtbaren Borsten, Pygidium mit kaum längeren, blaßgelben, Sternite mit wenigen kurzen, gelbbraunen Borsten. Fühler braun, 1. Glied glatt, Fahne gelbbraun. Augen relativ groß und breit, nierenförmig.

Beschreibung: ♂. Kopf 1,4mal breiter als lang, Clypeus nicht vorgezogen, vorn stark aufgebogen, abgerundet bis abgestutzt. Wangennähte schwach gekielt, Wangenränder flach, kaum vom Clypeus abgesetzt. Stirnleiste schwach gebogen, in der Mitte sehr schwach, zu den nach hinten gebogenen Enden hin stetig ansteigend, so daß vor den Augen je ein deutliches, gekieltes Höckerchen entsteht. Die Stirnmitte steigt sanft gerundet zu einem etwas nach hinten geneigten, schmalen, vorn leicht gekielten, oben abgestutzt-verrundeten Horn an, das auf einer ziemlich niedrigen, trapezförmigen Scheitellamelle mit stumpfen, kurzen Eckhöckerchen sitzt. Diese Lamelle besitzt eine sehr breite Basis, die hinter den Augen senkrecht endet, breit gerundet bis zur Stirnmitte reicht und die Hälfte des hinteren Augenabstandes einnimmt. Augenzähne niedrig, schmal, scharf längsgekielt, spitz deieckig. Clypeus und Wangen dicht, grob, leicht querverrunzelt punktiert, Zwischenräume kleiner als der Punktdurchmesser. Stirn und Scheitellamelle mit sehr feiner, einfacher, sehr spärlicher Punktur. –

Pronotum 1,5mal breiter als in der Mitte lang. Vorderrand in der Mitte leicht gewinkelt, dort mit einer breiten, blaßgelben Membran. Vorderwinkel stumpf, kaum vorgezogen, Seiten dahinter schwach gerundet, vor den Hinterwinkeln deutlich ausgerandet, Basis verrundet, in der Mitte gehoben, zu den Seiten schwach gerandet, davor mit einer Reihe kleiner Punkte. Eine Mitteldepression ist kaum bemerkbar, Scheibe mäßig gewölbt, vorn steil abfallend, die Mitte sattelartig vertieft, daneben mit je einem stumpfgerundeten deutlichen Höcker, zu den Vorderwinkeln nochmals schwach betont. Der Höckerabstand entspricht etwa der Länge der Stirnleiste. Scheibe doppelt, einfach, spärlich, mäßig fein, vorn größer, zur Basis feiner, zu den Seiten dichter, zu den Vorderwinkeln leicht raspelig punktiert. Zwischenräume sehr ungleich, meist größer als der Punktdurchmesser. Absturz hinter der Scheitellamelle dicht, so grob wie die Pronotum-Scheibe punktiert. –

Elytren breit gestreift, die Ränder kaum kerbend, dicht punktiert, der 7. stärker als der 6. Streifen geschwungen. Zwischenräume fast flach, fein, einfach, ungleich groß, zu den Seiten hin deutlicher punktiert. Nahtzwischenraum deutlicher gewölbt, an der Basis mit schwacher, leicht glänzender Beule, am Apex stumpf gekielt, zweiter Zwischenraum schwach vertieft. –

Pygidium 1,3mal breiter als hoch, flach gewölbt, ähnlich wie die inneren Elytren-Zwischenräume punktiert, rundum, Basismitte leicht winkelig gerandet. –

Metasternum sehr glatt, glänzend vorn mit stumpf dreieckiger, schräg abfallender Mittelgibbosität. Mittelfurche sehr schmal, seicht, hinten in einer sehr tiefen, eiförmigen, fast den Hinterrand erreichenden Grube endend. Punktur neben der Furche mikroskopisch fein, spärlich, neben der Grube und hinter ihr etwas deutlicher, zu den Mittelhüften hin allmählich stärker werdend, jedoch mäßig fein bleibend. Zwischenräume unregelmäßig, immer größer als der Punktdurchmesser. Die mäßig feine

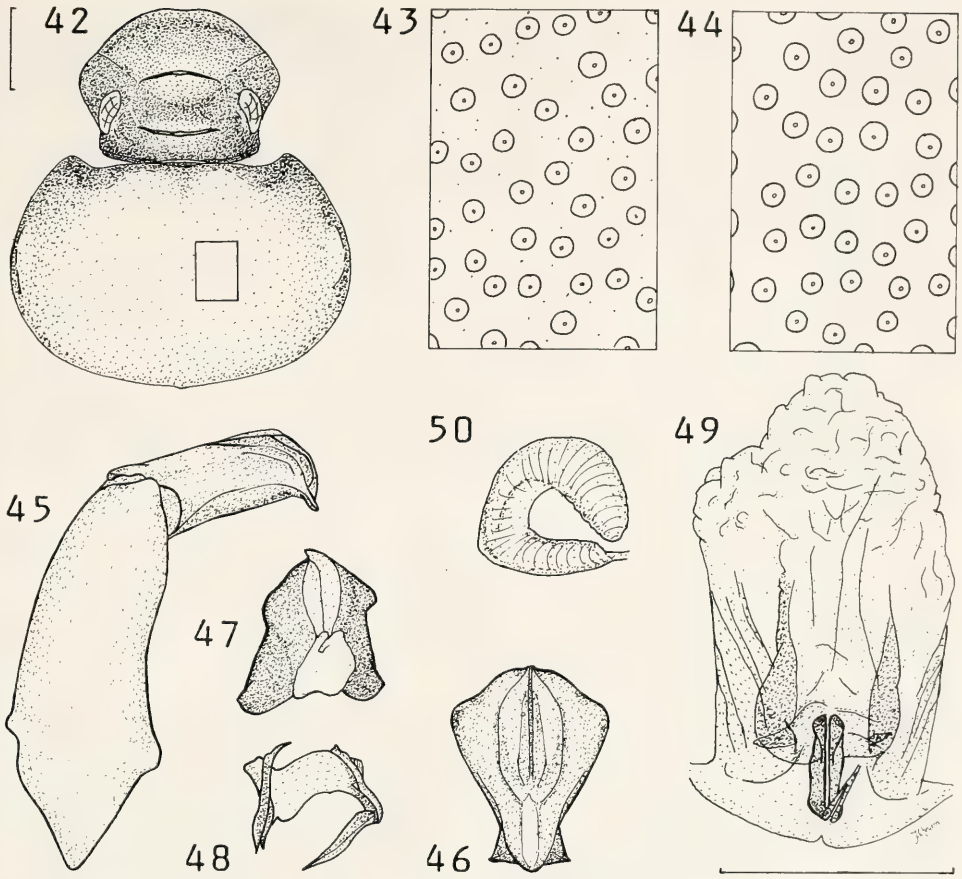


Abb. 42–50. *Onthophagus poggii* n.sp., Holotypus ♂, Paratypus Nr. 1 ♀; Da Yenang-Young. – 42. ♂ Kopf und Pronotum dorsolateral; – 43. Punktur der Pronotum-Scheibe; – 44. ♀ dito; – 45. ♂ Aedoeagus lateral; – 46. Parameren dorsal; – 47. Parameren-Spitzen frontal; – 48. Kopulationsspange; – 49. ♀ Vagina; – 50. Receptaculum seminis. – Maßstriche: Abb. 42, 45–46: 1 mm; Abb. 43–44, 47–50: 0,5 mm.

Punktreihe vor den Hinterhüften wird durch einige grobe Punkte gestört, davor spärlich, mäßig groß, zu den Episternen hin leicht ocellenartig, etwas dichter punktiert. Epipleuren stark chagriniert. Mittel- und Hinterschenkel mit sehr feinen, kaum sichtbaren, am Apex vor dem Hinterrand mit 2–3 groben Punkten. Vorderschenkel mit etwas dichteren, deutlicheren, in der hinteren Hälfte mit zahlreichen groben Punkten. –

Vorderschienen mit vier kräftigen Außenzähnen, dazwischen und zur Basis mit akzessorischen Zähnchen. Der Apikalzahn steht rechtwinklig ab, Enddorn kurz, sehr stark spatelförmig verbreitert und abgeplattet, Spitze nach unten und innen gebogen. –

♀. Kopf stärker punktiert als beim ♂, Clypeus von den Wangen abgesetzt, stark quer verrunzelt. Stirnleiste verdoppelt, die vordere, schwächere mündet in die gehobenen Wangennähte, die hintere, kräftigere ist in der Mitte schwach gebogen. Scheitel mit kurzem, queren, oben abgestutzten Hörnchen auf einer konisch verrundeten, hinten abgeplatteten Basis. Augenzähne zu Längswulsten reduziert. –
Pronotum-Scheibe dichter als beim ♂ punktiert, vorn mit stumpfer Betonung, kurz, schräg zum Vorderrand abfallend. Hinter dem Kopfhorn mit punktfreier Stelle. Vorderwinkel mit dichten, großen, hinten offenen Punkten, Zwischenräume rippenförmig. –
Apikalzahn der Vorderschienen schräg nach vorn gerichtet, Enddorn lang, schlank, Spitze nach unten gebogen.

Paratypen Nr. 2, 3, 4 mit schwachem Metallschimmer.

Genitalarmaturen: Abb. 36–41.

Maße: Holotypus ♂ Länge 9,4 mm, Elytren-Breite 5,1 mm. – Paratypen Länge 7,5–9,0 mm, Elytrenbreite 4,6–5,2 mm.

Verbreitung: Indien.

4.3.3 *Onthophagus* (*Colobonthophagus*) *poggii* **n.sp.** (Abb. 42–50)

Holotypus ♂: Da Yenang-Young a Mandalay, Fea, 21–26. May. 1885, determiniert als *Onthophagus tragus* von Boucomont 1914, Mus.Civ. Genova (MCSNG).

Paratypen: Daten wie der Holotypus (1 ♀ 1 ♂ MCSNG, 1 ♂ CSW).

Diagnose: Kenntlich durch den ausgehöhlten Raum zwischen der dreieckig erhöhten Stirnleiste und der in der Mitte erhöhten und nach hinten gebogenen Scheitelleiste, die großen, nierenförmigen Augen, die schwache Doppelgibbosität am Pronotum-Vorderrand und die sehr schwache Beule an der Elytrenbasis des Nahtzwischenraumes. Mäßig gewölbt, Kopf und Pronotum-Scheibe glänzend, Pronotumbasis und Elytren seidenmatt, schwarzbraun, Seiten an der Sternite heller. Kopf kahl, Pronotum und Elytren sehr spärlich, sehr kurz, Pygidium etwas länger, Unterseite länger, hellgelb beborstet. Basalglied der Fühler glatt, Fahne hellgelbrot.

Beschreibung: ♂. Kopf 1,3mal breiter als lang, Clypeus nicht vorgezogen, vorn stark aufgebogen, sehr schwach ausgerandet, daneben gerundet, von den gerundeten Wangen durch eine schwache Kerbe abgesetzt. Wangennähte schwach erhöht, weit von der zur Mitte dreieckig spitz erhöhten, leicht nach vorn gebogenen Stirnleiste entfernt. Raum zwischen Stirnleiste und der scharfen, niedrigen, in der Mitte stumpf dreieckig erhöhten, dort leicht nach hinten gebogenen Scheitelleiste deutlich vertieft, seitlich von je zwei niedrigen, glatten Wülsten begrenzt. Die Scheitelleiste nimmt zwei Drittel des Augenabstandes auf gleicher Höhe gemessen ein, die Enden fallen schräg zu den kaum betonten Augenwülsten ab. Gesamter Kopf dicht, grob, einfach punktiert, Punktabstände kleiner als der Punktdurchmesser, Kopfleisten feiner und spärlicher punktiert.–
Pronotum 1,45mal breiter als in der Mitte lang, Vorderrand in der Mitte gerundet, die Randung etwas winklig, Mitte mit breiter, langer, gelber Membran. Die Seiten laufen gleichmäßig gerundet zu den leicht vorgezogenen, etwas zugespitzten Vorderwinkeln. Vor den Hinterwinkeln schwach ausgerandet, Basis gerundet, deutlich gerandet. Mittelgibbosität in der Mitte vertieft, die beiden Wülste sind schwach, verrundet, kaum vom kurzen, zum Vorderrand und zu den Vorderwinkeln schräg abfallenden Absturz abgesetzt. Eine Mittelfurche fehlt. Scheibe so groß wie der Kopf,

mäßig tief, einfach punktiert. Punktabstand unregelmäßig, meist kleiner als der Punktdurchmesser; zur Basis wird die Punktur etwas kleiner und spärlicher, Abstand größer als der Punktdurchmesser. Die Chagrinierung ist hier deutlicher, zu den Vorderwinkeln wird die Punktur grober, dichter. Seitenbeulen fast glatt, von der Scheibe durch eine Kerbe getrennt. –

Elytren mäßig breit, seicht, glänzend gestreift, die Streifenränder nicht kerbend, dicht punktiert. Der 7. Streifen ist stärker als der 6. geschwungen, Zwischenräume deutlich gewölbt, stark, fein netzmaschig chagriniert, die inneren fein, spärlich, einfach, zu den äußeren hin zunehmend grober punktiert. Nahtzwischenraum mit dichterer, deutlicherer Punktur, nahe der Basis mit einer schwachen Schwiele, zum Apex hin kaum erhöht. 2. Zwischenraum am Apex vertieft. –

Pygidium 1,3mal breiter als hoch, stark gewölbt, stark netzartig chagriniert, mäßig fein, mäßig dicht, seicht, einfach punktiert. Punktabstand größer als der Punktdurchmesser. Rundum gerandet, Basismitte leicht winklig. –

Metasternum vorn mit sanft abfallender etwas dreieckiger Gibbosität. Mittelfurche tief, vorn in der Gibbosität auslaufend, hinten mit breiter, tieferer, langovaler Grube, die fast den Hinterrand erreicht. Scheibe erloschen, etwas quer chagriniert, sehr fein, dazwischen noch feiner, einfach, sehr zerstreut, neben den Mittelhüften grob punktiert. Vor den Hinterhüften mit einer fast regelmäßigen, dichten Doppelreihe ungleich großer Punkte, die hellgelben Borsten nach vorne gerichtet. Zu den Mittelhüften hin grob, spärlich, zu den Episternen hin dichter, sehr leicht raspelartig punktiert. –

Mittel- und Hinterschenkel sehr fein, zerstreut punktiert, zum Apex hin mit wenigen groben Punkten. Vorderschenkel in der Mitte und hinten mit zahlreichen groben Punkten. –

Vorderschienen mit vier starken Außenzähnen und zahlreichen spitzen akzessorischen Zähnchen zwischen ihnen; diejenigen zur Basis sind kräftiger. Letzter Außenzahn rechtwinklig abstehend, Enddorn zur Spitze hin spatelförmig verbreitert und abgeflacht, innen gerade, außen verrundet, nach unten gebogen. –

Beim ♂ minor ist die Stirnleiste zu einer zentralen Beule reduziert, davor mit angedeuteter, schwach gebogener Stirnleiste. Scheitelleiste zu einem schwachen, in der Mitte dreieckig erhöhten, nach hinten gerichteten Wulst reduziert. Pronotum fast einfach, schwach gewölbt. –

♀. Clypeus schwach quer verrunzelt, Stirnleiste sehr schwach, gerade, weit von den Wangennähten entfernt endend. Scheitelleiste kürzer, niedriger als beim ♂, sie nimmt die Hälfte des Augenabstandes ein. Pronotum flach gewölbt, einfach, vorn kurz, schräg abfallend, Seiten fast gerade zu den Vorderwinkeln laufend. Basis und nahe den Vorderwinkeln stärker als beim Männchen punktiert. Letzter Außenzahn schräg nach vorn gerichtet, Enddorn lang, schlank, die Spitze plötzlich nach innen und unten gebogen.

Genitalarmaturen: Abb. 45–50.

Maße: Holotypus ♂ Länge 7,6 mm, Elytren-Breite 4,3 mm. – Paratypen Länge 6,6–7,5 mm, Elytren-Breite 3,7–4,1 mm.

Derivatio nominis: Zu Ehren von Dr. R. Poggi (Genova) benannt.

Beziehungen: Die neue Art *O. (C.) poggii* n.sp. unterscheidet sich von allen übrigen Arten des Subgenus *Colobonthophagus* durch den vertieften Raum zwischen der dreieckig erhöhten Stirn- und der nach hinten gebogenen Scheitelleiste, die ca. die Hälfte des Augenabstandes einnimmt. Von oben gesehen ist der Clypeus kreisrund. Der stark aufgebogene Rand ist vorn sehr schwach ausgerandet.

5. Literatur

Arrow, G. J. (1931): Lamellicornia part III (Coprinae). – Fauna of British India, 428 S.; London.

Balthasar, V. (1963): Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region, Bd. **2**, 627 S.; Prag.

Boucomont, A. (1914): *Onthophagus* asiatiques nouveaux ou peu connus. – Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria **3:** 210–243; Genua.

Scheuern, J. (1988): Zum Sexualdimorphismus bei *Onthophagus furcicollis* Arrow (Coleoptera, Scarabaeidae). – Ent. basiliensia **12:** 319–323; Basel.

– (1995): Taxonomie, Sexualdimorphismus und Neubeschreibungen orientalischer *Onthophagus*-Arten unter besonderer Berücksichtigung des Subgenus *Colobonthophagus* Balthasar 1935 (Coleoptera, Scarabaeidae). – Ent. basiliensia **18:** 413–453; Basel.

Zunino, M. (1975): Revisione delle specie paleartiche del sottogenere *Onthophagus* (s.str.) Latr. – Boll. Musei Zool. Anat. comp. Univ. Torino **7:** 151–194; Turin.

Anschrift des Verfassers:

Joachim Scheuern, Erlenweg 9, D–53489 Westum.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QH
5
S932
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 543	40 S.	Stuttgart, 10. 9. 1996

Die Land-Isopoden (Oniscidea) Griechenlands. 17. Beitrag: Gattung *Porcellium*, Neufassung (Trachelipodidae)*)

The Terrestrial Isopods (Oniscidea) of Greece. 17th Contribution: Genus *Porcellium*, updated (Trachelipodidae)

Von Helmut Schmalfuss, Stuttgart

SMITHSONIAN
NOV 12 1997
LIBRARIES

Mit 68 Abbildungen

Summary

The genus *Porcellium* is redefined, and a list of all 12 valid species is provided. The following **new synonymies** are established: *P. novibazarium* Verhoeff, 1933 = *P. collicola* (Verhoeff, 1907); *P. herzegovinense* (Verhoeff, 1901) = *P. fiumanum* (Verhoeff, 1901); *P. graevei* Verhoeff, 1919, *P. witoschicum* Verhoeff, 1936, *P. storkani* Frankenberger, 1940 and *P. rhodopinum* Vandel, 1967 = *P. recurvatum* (Verhoeff, 1901). Eight species known from Greece are described and figured: *P. collicola*, *P. recurvatum*, *P. graecorum* Strouhal, 1954, *P. pieperi* Schmalfuss, 1986, *P. euboicum* Schmalfuss, 1986, *P. sfenthourakisi* **n. sp.**, *P. kerkinianum* **n. sp.** and *P. frontacutum* **n. sp.** For these species complete bibliographies and maps of the overall distribution are given, including new records for *P. collicola*, *P. recurvatum* and *P. pieperi*. While the phylogenetic relationships of *Porcellium* to other genera of the family Trachelipodidae remain doubtful, a cladogram can be suggested of the possible relations inside the genus.

Zusammenfassung

Die Definition der Gattung *Porcellium* wird präzisiert und alle 12 validen Arten werden aufgelistet. Die folgenden **neuen Synonymien** werden aufgestellt: *P. novibazarium* Verhoeff, 1933 = *P. collicola* (Verhoeff, 1907); *P. herzegovinense* (Verhoeff, 1901) = *P. fiumanum* (Verhoeff, 1901); *P. graevei* Verhoeff, 1919, *P. witoschicum* Verhoeff, 1936, *P. storkani* Frankenberger, 1940 und *P. rhodopinum* Vandel, 1967 = *P. recurvatum* (Verhoeff, 1901). Die acht aus Griechenland bekannten Arten werden beschrieben und abgebildet: *P. collicola*, *P. recurvatum*, *P. graecorum* Strouhal, 1954, *P. pieperi* Schmalfuss, 1986, *P. euboicum* Schmalfuss, 1986,

*) 16. Beitrag: Annln naturhist. Mus. Wien 97 B: 139–150 (1995).

P. sfenthourakisi **n. sp.**, *P. kerkinianum* **n. sp.** und *P. frontacutum* **n. sp.** Für diese Arten werden vollständige Bibliografien und Karten der Gesamtverbreitung geliefert, außerdem neue Nachweise für *P. collicola*, *P. recurvatum* und *P. pieperi*. Während die phylogenetischen Beziehungen von *Porcellium* zu den anderen Gattungen der Familie Trachelipodidae unklar bleiben, können die möglichen verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Gattung in einem Kladogramm dargestellt werden.

Inhalt

1. Die Gattung *Porcellium* Dahl, 1916 2
2. Liste der bis heute bekannten *Porcellium*-Arten 3
3. Die griechischen *Porcellium*-Arten 5
3.1. *Porcellium collicola* (Verhoeff, 1907) 5
3.2. *Porcellium euboicum* Schmalfuss, 1986 8
3.3. *Porcellium frontacutum* **n. sp.** 13
3.4. *Porcellium graecorum* Strouhal, 1954 14
3.5. *Porcellium kerkinianum* **n. sp.** 18
3.6. *Porcellium pieperi* Schmalfuss, 1986 18
3.7. *Porcellium recurvatum* (Verhoeff, 1901) 22
3.8. *Porcellium sfenthourakisi* **n. sp.** 27
4. Phylogenetische Beziehungen 34
5. Dank 37
6. Abkürzungen 37
7. Literatur 38

1. Die Gattung *Porcellium* Dahl, 1916

Verhoeff (1907: 245) beschrieb *Porcellidium* als Untergattung von *Porcellio*. Da der Name 1860 für eine Copepoden-Gattung vergeben und damit präokkupiert war, wurde er von Dahl (1916) in *Porcellium* abgeändert und in den Gattungsrang erhoben.

Typische Art: *Porcellio conspersus* C. L. Koch, 1841.

Von den ursprünglich von Verhoeff genannten Merkmalen dieser Gattung können nach dem heutigen Kenntnisstand folgende als diagnostisch betrachtet werden:

1. Hinterrand des I. Pereion-Epimers deutlich ausgebuchtet;
2. Uropoden verkürzt (im Vergleich zu anderen Gattungen der Familie);
3. Innenränder der V. Pleon-Epimeren weniger stark divergierend als bei anderen Gattungen der Familie, zum Teil parallel oder konvergierend;
4. Telson am Ende immer abgerundet oder abgestutzt, nie zugespitzt.
5. Stirnmitte („Kopfmittellappen") so weit vorragend wie die wohlentwickelten Seitenlappen.
6. Keine lichtmikroskopisch erkennbaren Drüsenporenfelder auf den Pereion-Epimeren.

Die von Verhoeff und anderen Autoren genannte Einkrümmbarkeit oder Einrollbarkeit des Körpers fehlt bei einigen Arten und kann damit nicht als Diagnostikum betrachtet werden.

Von Verhoff in der ursprünglichen Diagnose nicht beachtet wurde ein wesentliches Merkmal, nämlich das Vorhandensein von

7. Faltenlungen („Pseudotracheen") an allen fünf Pleopoden-Exopoditen, die einen schwach entwickelten, einfachen *Trachelipus*-Typ darstellen.

Die Mundwerkzeuge zeigen keine faßbaren Unterschiede zu anderen Tachelipodiden-Gattungen, im übrigen auch nicht zu den Verhältnissen bei den Porcellionidae.

Die männlichen Pereiopoden I–IV besitzen an Carpus und Merus ventrale Stachelborsten-Felder („Bürsten"), wie sie bei vielen Gattungen der Überfamilie Oniscoidea vorhanden sind. Am männlichen Ischium VII fehlt eine mit einem Börstchenfeld ausgekleidete Grube an der Frontalseite, wie sie bei vielen Trachelipodidae, Porcellionidae und Armadillidiidae ausgeprägt ist; bei Kleinformen ist dieses Merkmal jedoch oft nicht oder nur undeutlich vorhanden.

Die Merkmale 1–4 werden als Synapomorfien der *Porcellium*-Arten betrachtet, die im Zusammenhang mit den zoogeografischen Verhältnissen als Indiz für eine Monophylie der Gattung gewertet werden. Die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den anderen europäischen Trachelipodiden-Gattungen (zum Beispiel *Tachelipus* und *Nagurus*) und zur Familie Cylisticidae (deren Berechtigung als eigenständige Familie angezweifelt werden muß) sind beim derzeitigen Kenntnisstand nicht zu klären, da nur symplesiomorfe Merkmale aufgezeigt werden können.

Die Verbreitung der Gattung *Porcellium* erstreckt sich, soweit heute bekannt, von Ost-Frankreich über Mittel-, Ost- und Südosteuropa bis in die Ukraine (Umgebung Kiew) und südlich bis Mittel-Griechenland (Euböa). In Griechenland liegt der östlichste Fundort in Thrakien am Sapka-Paß 20 km E Nea Sanda. Die Probe enthält nur ♀♀, die vielleicht zu *P. recurvatum* gehören (leg. Schmalfuss 24. IV. 1994, SMNS 1371), eine sichere Artbestimmung ist jedoch nicht möglich.

Alle Arten der Gattung leben ausschließlich in sommergrünen Laubwald-Biotopen, in größeren Höhen auch in der montanen Nadelwald-Stufe. In Griechenland ist die Gattung daher auf die Gebirge beschränkt.

2. Liste der bis heute bekannten *Porcellium*-Arten

1. *Porcellium conspersum* (C. L. Koch, 1841)

Syn.: *P. triangulifer* (Verhoeff, 1907), siehe Strouhal (1929).

Verbreitung: Mitteleuropa von Holland und Nordost-Frankreich über Deutschland, Dänemark, die Schweiz, Österreich, Tschechien, Slowakei, Ungarn, Polen, Lettland, Rumänien bis in die Ukraine SE Kiew (SMNS 13025: „Cherkassy Area, Peruny nr. Mikhaylovska ca. 8 km S Kanev, old *Quercus*, *Acer*, *Pinus* etc. forest", leg. Golovatch & Vasilev 28. IX. 1990).

2. *P. collicola* (Verhoeff, 1907)

Syn. n.: *P. novibazarium* Verhoeff, 1933

?*P. serbicum* Buturovic, 1960 (siehe Kapitel **3.1.**)

Verbreitung: Von E-Deutschland (Sachsen) und SW-Polen bis Rumänien und N-Griechenland (siehe Kapitel **3.1.**).

3. *P. fiumanum* (Verhoff, 1901)

Syn. n.: *P. herzegovinense* (Verhoeff, 1901). Ein Vergleich von Syntypen (2 ♂♂, SMNS T55: Herzegowina, SE Trebinje, Ubli, Buchenwald, über 1000 m, leg. Verhoeff 1900) mit *fiuma-*

num-Tieren aus Österreich zeigte, daß beide Formen als konspezifisch betrachtet werden müssen.
Verbreitung: Von SE-Deutschland (SE-Bayern) über Österreich bis Jugoslawisch-Makedonien (siehe Karaman 1966: 388).

4. *P. recurvatum* (Verhoeff, 1901)
Syn. n.: *P. graevei* Verhoeff, 1919
P. witoschicum Verhoeff, 1936
P. storkani Frankenberger, 1940
P. rhodopinum Vandel, 1967 (Kap. **3.7.**).
Verbreitung: Von Österreich über W-Ungarn und das ehemalige Jugoslawien bis W-Bulgarien und N-Griechenland (Kap. **3.7.**).

5. *P. balkanicum* Verhoeff, 1936.
Verbreitung: Nur aus Bulgarien bekannt (Verhoeff 1936: 11, Abb. 14–15; Strouhal 1939: 201, Abb. 14–19; Vandel 1965: 267).

6. *P. productum* Frankenberger, 1940.
Verbreitung: Jugoslawisch-Makedonien.

7. *P. graecorum* Strouhal, 1954.
Verbreitung: NW-Griechenland (Kap. **3.4.**).

8. *P. pieperi* Schmalfuss, 1986.
Verbreitung: N-Griechenland, Olymp und Umgebung (Kap. **3.6.**).

9. *P. euboicum* Schmalfuss, 1986.
Verbreitung: Diese südlichste *Porcellium*-Art ist nur von der griechischen Insel Évvia (Euböa) bekannt (Kap. **3.2.**).

10. *P. kerkinianum* n. sp.
Verbreitung: Dreiländereck Jugoslawisch-Makedonien – Bulgarien – Griechenland (Kap. **3.5.**).

11. *P. frontacutum* n. sp.
Verbreitung: NE-Griechenland, Zentral-Rodopen (Kap. **3.3.**).

12. *P. sfenthourakisi* n. sp.
Verbreitung: N-Griechenland, Vúrinos-Gebirge westlich des Olymp (Kap. **3.8.**).

Unzureichend beschriebene Arten, deren Identität nicht geklärt ist:
P. bohemicum Cerny, 1939 aus Tschechien; nach Strouhal (1951: 120) dürfte es sich dabei um eine jugendliche *Trachelipus*-Form handeln.
P. horvathi (Dollfus, 1901) aus Rumänien; die der Originalbeschreibung beigefügten Abbildungen der Pleopoden beziehen sich auf eine *Protracheoniscus*-Art, die Identität dieser Form bleibt ungeklärt (Strouhal 1951: 121).
P. vejdovskyi Cerny, 1939 aus Prag; nach Černys Zeichnungen der Pleopoden handelt es sich hierbei nicht um eine *Porcellium*-Art.

3. Die griechischen *Porcellium*-Arten

3.1. *Porcellium collicola* (Verhoeff, 1907)

Porcellio (*Porcellidium*) *collicolus*: VERHOEFF 1907: 247, 277.
Porcellium collicolum: VERHOEFF 1928: 147, Abb. 46, 47; 1936: 13;
STROUHAL 1929: 210, Abb. 2, 3;
WÄCHTLER 1937: 296, Abb. 107 a, b;
ČERNY 1939: 110;
FRANKENBERGER 1940 a: 28; 1942: 88; 1944: 19, 26; 1959: 170, Abb. 175–178;
FLASAROVA 1958: 113; 1986: 191 ff., 208; 1988: 127; 1990: 13; 1991: 709;
GULIČKA 1960: 474 ff.;
DOMINIAK 1970: 432;
KRUMPAL 1975: 139;
FLASAROVA & FLASAR 1979: 208;
RADU 1985: 72, Abb. 48 (bei Abb. 47 scheint eine Verwechslung mit einer *Trachelipus*-Art vorzuliegen);
FLASAR & FLASAROVA 1989: 16.
Porcellium novibazarium (**n. syn.**): VERHOEFF 1933: 57, Abb. 29–31; 1936: 13;
STROUHAL 1940 b: 212.
Porcellium collicola: KESSELYAK 1936: 144;
FRANKENBERGER 1940 c: 65;
STROUHAL 1940: 210, Abb. 2–5; 1951: 122;
STROUHAL & FRANZ 1954: 572;
GERE 1959: 29; 1962: 368 ff.;
SZEKELYHIDI & LOKSA 1979: 153;
ILOSVAY 1985: 46;
SCHMALFUSS 1986 b: 203, Abb. 1–6;
SZLAVECZ 1988: 190 ff.; 1991: 62 ff.; 1992: 105;
ALLSPACH & SZLAVECZ 1990: 254 ff.;
SZLAVECZ & LOKSA 1991: 804;
FLASAROVA 1993: 7; 1994: 138.
Porcellium colicolla (sic!): TOMESCU & alii 1979: 279.
?*Porcellium serbicum*: BUTUROVIĆ 1960: 102, Abb. 8–14.

Untersuchtes Material

Griechenland: 1 ♂, 1 ♀ mit Marsupium, 1 ♀ ohne Marsupium, Makedonien, Nomós Dhráma, Zentral-Rodopen Elátia 15 km N Skalotí, 1700 m, *Picea*-Wald, leg. SCHMALFUSS 9. V. 1990 (SMNS 2268). – 10 ♂♂, 8 ♀♀ ohne Marsupium, wie vor., 2 km W Elátia, 1700 m, *Picea*, *Pinus*, leg. SCHMALFUSS 27. IV. 1994 (SMNS 1427). – 1 ♂, 2 ♀♀ mit Marsupium, Makedonien, Nomós Dhráma, 8 km N Livadheró, 650 m, Laubwald an Bach, leg. SCHMALFUSS 28. IV. 1994 (SMNS 2469). – 9 ♂♂, 8 ♀♀ ohne Marsupium, Makedonien, Nomós Thessaloníki, Khortiátis 10 km E Thessaloníki, leg. KÜHNELT 20.–28. IV. 1960 (SMNS 1768, 1803). – 5 ♂♂, 4 ♀♀ mit Marsupium, 2 ♀♀ ohne Marsupium, Makedonien, Vérmio-Gebirge, 500–600 m, Laubwald, leg. SCHAWALLER & SCHMALFUSS 1.–2. V. 1994 (SMNS 2198, 2358). – 1 ♂, 1 ♀ ohne Marsupium, Makedonien, Nomós Imathía, Vérmio-Gebirge, oberhalb Séli, 1600 m, Matten mit *Fagus* und *Pinus*, leg. SCHAWALLER 2. V. 1994 (SMNS 2354). – 2 ♂♂, Makedonien, Nomós Flórina, 18 km W Amíndeo, 700 m, Laubwald an Fluß, leg. SCHMALFUSS 3. V. 1994 (SMNS 2470).

Jugoslawisch-Makedonien: 1 ♂, SE, Strumica, Besovo-Pass, 1400 m, *Fagus*, leg. DEELEMAN 21. IX. 1986 (SMNS 5153).

Ehemalige Sowjetrepublik Moldawien: 5 ♂♂, 7 ♀♀, Leova-Distrikt, 5 km S Tighechi, Quercetum roboris, leg. PENEV & VASILEV 5. VI. 1990 (SMNS 13028).

Österreich: 33 Ex., Burgenland, W Neusiedler See, Breitenbronn, leg. BRETZENDORFER, 17. VI. 1989 (SMNS 6286).

Weitere Nachweise

E-Deutschland: Sachsen-Oberlausitz (Flasarova 1993).

SW-Polen: Mehrere Fundorte in den nordwestlichen Sudeten (Dominiak 1970).

Tschechien: Zahlreiche Fundorte (Černy 1939, Frankenberger 1942, 1944, 1959, Flasarova 1958, 1988, 1990, 1991, 1993, Flasarova & Flasar 1979).

Slowakei: Zahlreiche Fundorte (Kesselyak 1936, Frankenberger 1940 a, c, 1959, Strouhal 1940, Gulicka 1960, Krumpal 1975, Flasarova 1986, Flasarova & Flasar 1989, Flasarova 1994).

Österreich: Zahlreiche Fundorte im östlichen Teil des Landes (Strouhal 1929, 1940, 1951, Strouhal & Franz 1954, Schmalfuss 1986 b).

Ungarn: Zahlreiche Fundorte (Verhoeff 1907, Dudich 1942, Gere 1959, Szekelyhidi & Loksa 1979, Ilosvay 1985, Szlavecz 1988, 1991, 1992, Allspach & Szlavecz 1990, Szlavecz & Loksa 1991).

Rumänien: S-Siebenbürgen – Kreis Sibiu (Tomescu et alii 1979); Gebiet Banat – Timisoara; Gebiet Dobrudscha – Babadag, Bas-Ciusmea, Slava Cercheza; Fluß Moldova in NE-Rumänien – Popeni (Radu 1985).

S-Serbien: Sjenica 40 km NW Novi Pazar (Verhoeff 1933 als *P. novibazarium*). Das fragliche *P. serbicum* Buturovic, 1960 wird aus den Kopaonik-Bergen (1750 m) gemeldet, die sich 20–30 km östlich von Novi Pazar auf der anderen Seite des Ibar-Flusses erstrecken.

N-Griechenland: Nomós Flórina, Kleiner Prespa-See, Mikrolímni, 800 m; Nomós Khalkidhikí, Arnéa, 800 m (Schmalfuss 1986 b).

Verbreitung (Karte Abb. 1)

Vom südlichsten Ost-Deutschland und dem benachbarten südwestlichsten Polen über Tschechien, die Slowakei, das östliche Österreich, Ungarn, Rumänien sowie einem grenznahen Fundort im angrenzenden (ehemals sowjetischen) Moldawien, Serbien bis Nord-Griechenland. Das Fehlen von Funden im nördlichen Teil Serbiens muß wohl eher als Erfassungslücke denn als Verbreitungslücke gedeutet werden, ebenso ist die Art in Albanien, Bulgarien und der südwestlichen Ukraine zu erwarten.

Taxonomie

„*Porcellio collicolus*" wurde 1907 von Verhoeff nach Tieren aus West-Ungarn beschrieben. Derselbe Autor publizierte 1933 ein *Porcellium „novibazarium"* aus der Umgebung von Novi Pazar in Süd-Serbien. Der von Verhoeff (1933: 58) betonte Unterschied bezüglich der Spitze des männlichen Pleopoden-Endopoditen I (bei „*novibazarium*" etwas stärker nach außen gebogen, dadurch die Außenseite etwas stärker eingebuchtet, vergleiche Verhoeff 1933, Tafel 2, Abb. 31 und Strouhal 1940: 211, Abb. 5) liegt im Bereich der individuellen Variationsbreite und kann zudem durch verschiedene Konservierungs- und Fixierungsmethoden bedingt sein; mir liegen Tiere aus Österreich vor, die exakt dieselbe Endopoditen-Spitze aufweisen wie sie Verhoeff (l. c.) für „*novibazarium*" abbildet. Die von Strouhal (1940: 212) herausgestellten sonstigen Unterschiede zwischen „*novibazarium*" und *collicola* beweten sich ebenfalls im Rahmen einer normalen intraspezifischen Variation. Schließlich beschrieb Buturović (1960) ebenfalls aus der Umgebung von Novi Pazar ein *Porcel-*

Abb. 1. Fundorte von *Porcellium collicola* (Gesamtverbreitung). – *Raster*: Gebiet hoher Fundort-Dichte in Tschechien, Slowakei, Österreich und Ungarn.

lium „serbicum". Die nicht sehr genauen Abbildungen Buturovics nähren den Verdacht, daß es sich auch hier um *P. collicola* handelt, allerdings mit Ausnahme der Darstellung des Pleopoden-Exopoditen I. Diese Abbildung läßt vermuten, daß es sich hierbei um eine verkrüppelte Extremität oder um ein unvollkommen ausgebildetes Regenerat handelt. Da die Typenserie von *P. „serbicum"* drei ♂♂ enthält, könnte eine Nachuntersuchung dieses Materials Klarheit schaffen.

Beschreibung

Körpermaße: ♂ maximal 6.5 x 2.7 mm, ♀ maximal 9 x 6 mm. Die größten Tiere stammen aus dem Vérmio-Gebirge in Nord-Griechenland, die Exemplare von anderen Fundorten sind meist nur 5–6 mm lang.

Färbung: Braun mit mehr oder weniger dichten gelblichen Flecken, oft stark aufgehellt.

Kutikularstrukturen: Tergite gekörnt.

Kopf mit gut entwickelten Seitenlappen, die Stirnmitte abgerundet-winkelig, gleich weit vorragend wie die Seitenlappen (Abb. 2). Pereion-Epimeren I mit abgerundet eingebuchtetem Hinterrand, Hinterecke weniger spitz ausgezogen als bei anderen Arten (Abb. 3). Noduli laterales am Pereionit I ungefähr in der Mitte des Tergits, auf den kaudal folgenden Tergiten zunehmend dem Hinterrand genähert, am Pereionit VII ganz dicht am Hinterrand stehend (Abb. 3–4), am I. Pereionit nicht höher gelegen als am II: Innenränder der Pleon-Epimeren V divergierend; Telson mit abgerundeter Spitze und konvergierenden Seiten des hinteren Teiles (Abb. 5).

Antennengeißel mit Endglied länger als Grundglied (Längenverhältnis bei erwachsenen Tieren 3 : 5). Männliche Pereiopoden I–IV mit Bürsten an Carpus und Merus. Ischium VII bei beiden Geschlechtern ventral mit zwei Langborsten, beim ♂ mit eingebuchteter Ventralseite und abgerundetem Dorsalwinkel, der mit einer Reihe nach distal geneigter mittellanger Borsten besetzt ist (Abb. 6). Pleopoden-Exopodit I des ♂ kaudal (distal) zu einem gebogenen dreieckigen Lappen verlängert, dieser bei großen ♂♂ mit abgestutztem Ende (Abb. 7, ♂ von 6.5 mm Länge); bei kleineren ♂♂ fehlt diese Abstutzung offenbar noch (siehe Schmalfuss 1986 b: 205, Abb. 5, ♂ von 5.3 mm Länge). Pleopoden-Edopodit I ♂ an der Spitze nach außen gebogen, lateral der Spitze eine mit Börstchen besetzte Vorwölbung (Abb. 8–9). Uropoden-Exopodit weit über das Telson-Ende hinausragend (Abb. 5).

P. collicola unterscheidet sich von den anderen Arten der Gattung durch kurze Pereion-Epimeren I mit völlig abgerundeter kaudaler Einbuchtung, stark konvergierenden Seiten des distalen Telson-Teiles mit gerundetem Apex und lange Uropoden-Exopodite, die das Telson weit überragen. Das sicherste Artkennzeichen ist die spezifische Morfologie der männlichen I. Pleopoden.

3.2. *Porcellium euboicum* Schmalfuss, 1986

Porcellium euboicum: Schmalfuss 1986 a: 201, Abb. 2–21.

Untersuchtes Material

♀ ohne Marsupium (adult?), 6.0 x 3.2 mm, Paratypus, Griechenland, Insel Évvia (Euböa), Dhírfis-Gebirge, 1200 m, leg. Sette 2. IX. 1982 (SMNS T123, Schmalfuss 1986 a).

Verbreitung (Karte Abb. 17)

Nur von den Typen-Fundorten bekannt: Griechenland, Insel Évvia (Euböa), Dhírfis-Gebirge, 1000–1200 m.

Beschreibung

Körpermaße: ♂ 4.7 mm lang, ♀ bis 6 mm lang.

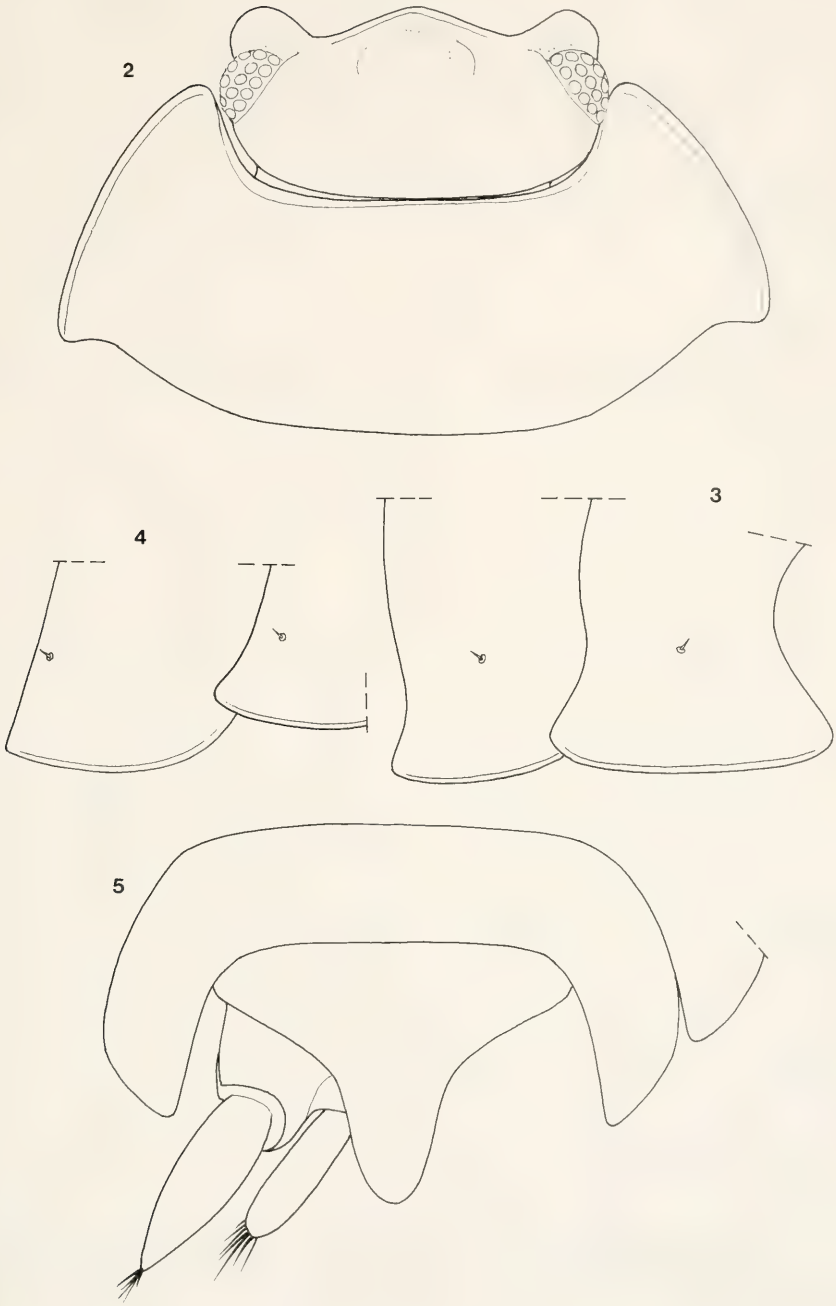


Abb. 2–5. *Porcellium collicola*, ♂, 6.5 x 2.5 mm, Griechenland, Vérmio-Gebirge (SMNS 2198). – 2. Kopf und Pereion-Tergit I von dorsal; – 3. Pereion-Epimeren I und II; – 4. Pereion-Epimeren VI und VII; – 5. Pleon-Tergit V, Telson und Uropod von dorsal.

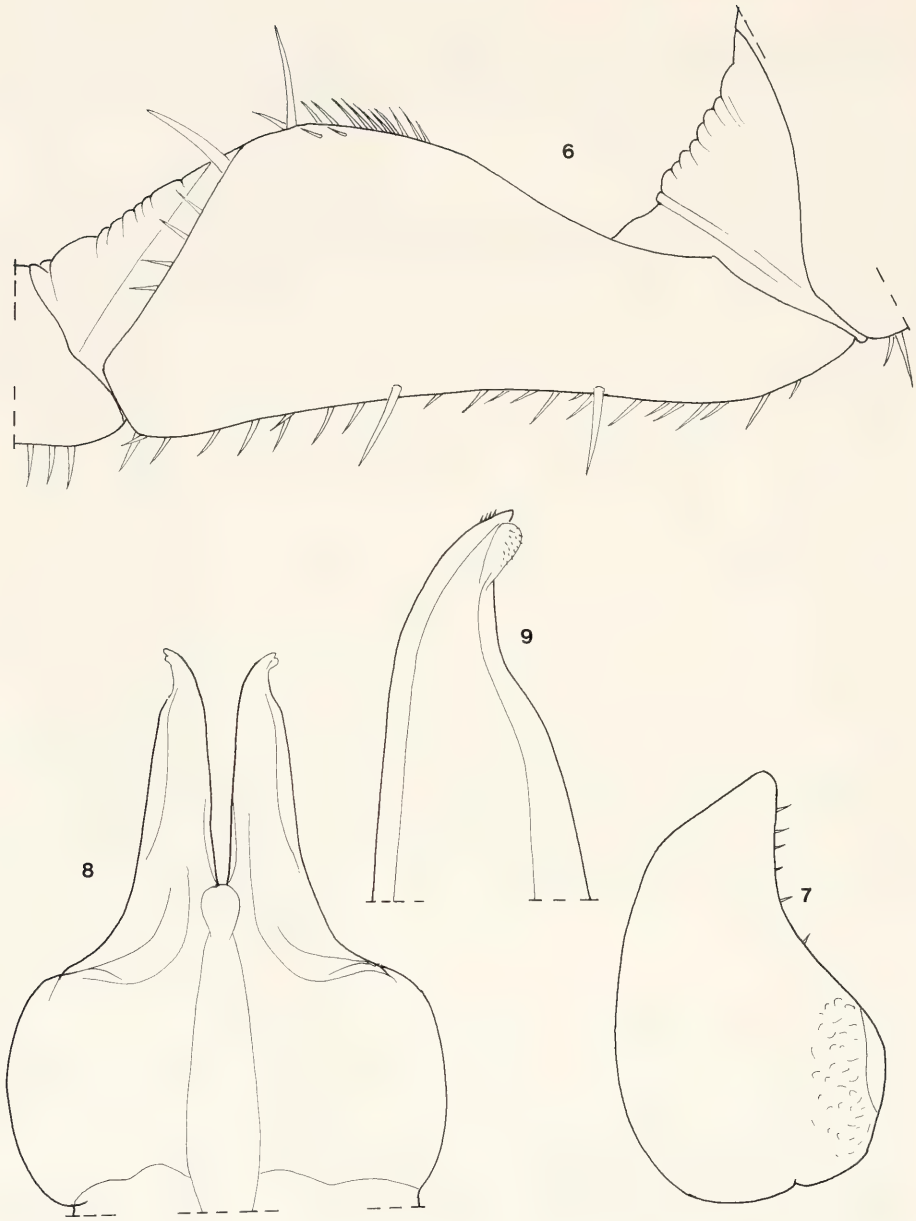


Abb. 6–9. *Porcellium collicola*, ♂ wie Abb. 2. – 6. Ischium VII; – 7. Pleopoden-Exopodit I; – 8. Pleopoden-Endopodite I; – 9. Spitze des Pleopoden-Endopoditen I.

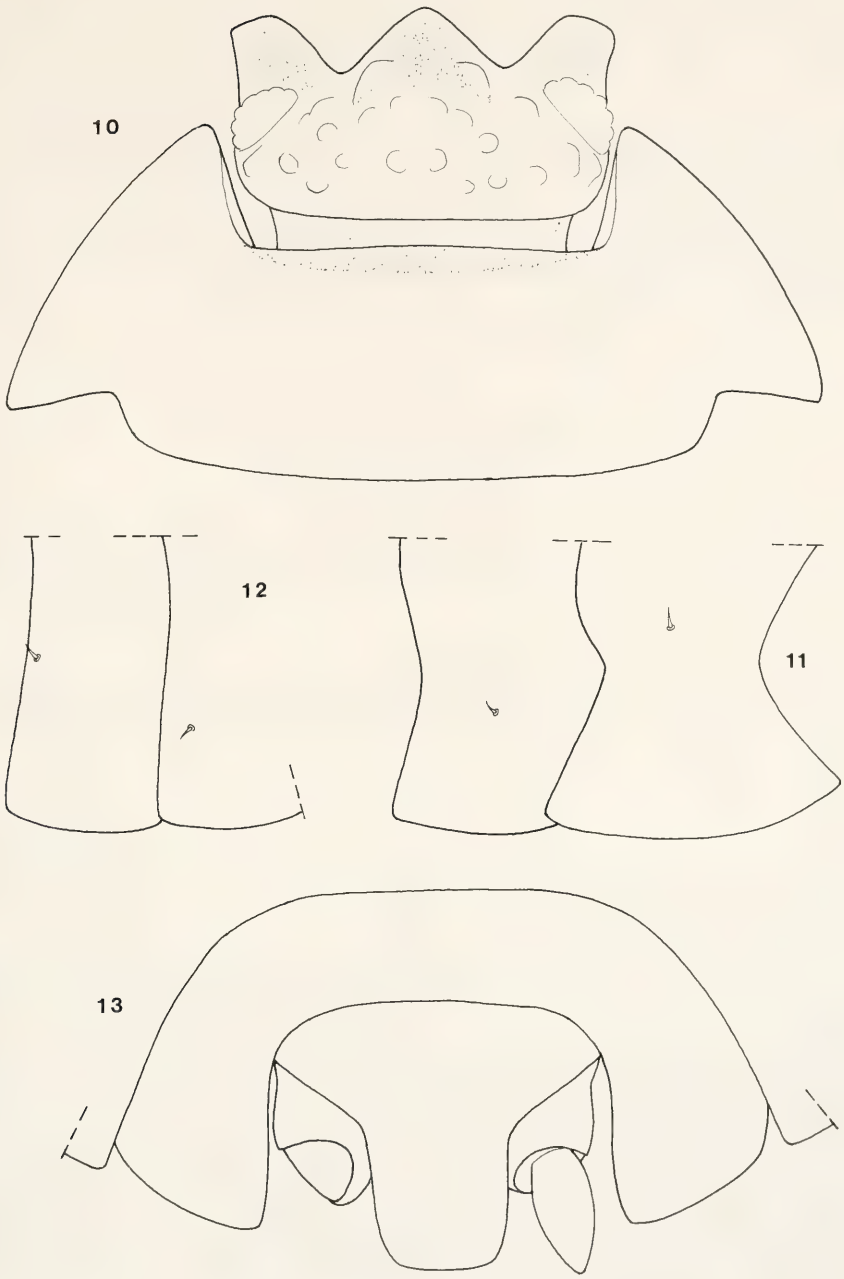


Abb. 10–13. *Porcellium euboicum*, Paratyp, ♀ ohne Marsupium, 6.0 x 3.2 mm (SMNS T123). – 10. Kopf und Pereion-Tergit I von dorsal; – 11. Pereion-Epimeren I und II; – 12. Pereion-Epimeren VI und VII; – 13. Pleon-Tergit V, Telson und Uropod von dorsal.

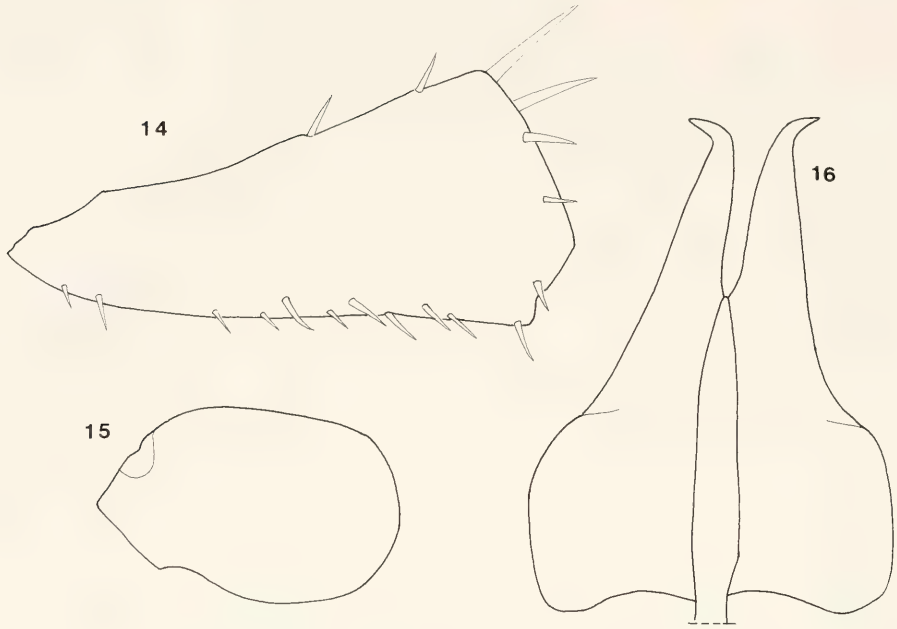


Abb. 14–16. *Porcellium euboicum*, Holotyp, ♂, 4.7 mm lang (nach Schmalfuss 1986 a). – 14. Ischium VII; – 15. Pleopoden-Exopodit I; – 15. Pleopoden-Endopodite I.

Färbung: Sehr hell, nur einige Reihen von hellbraunen Pigmentflecken auf den Tergiten.

Tergitstrukturen: Kräftig gehöckert (viel kräftiger als *P. graecorum*), Kopf mit einigen ausgeprägten wulstigen Höckern (Abb. 10).

Kopf mit stark vorgezogenem dreieckigen Mittellappen, der die Seitenlappen leicht überragt und schildförmig nach oben über die Scheitelfläche hochragt wie bei *P. pieperi* und andeutungsweise bei *P. graecorum* (Abb. 10). Pereion-Epimeren I hinten tief winkelig eingeknickt, stärker als bei *P. graecorum* (Abb. 10–11). Pereion-Epimeren steiler als bei *P. graecorum*. Innenränder des V. Pleon-Epimeren parallel, Telson breiter als lang (kürzer als bei *P. graecorum*), Endteil parallelseitig, Hinterende gerade abgestutzt (Abb. 13).

Endglied der Antennengeißel mehr als doppelt so lang wie Grundglied (siehe Schmalfuss 1986 a, Abb. 17). Carpus und Merus I–III beim ♂ ohne ventrale Bürste, im Gegensatz zu *P. kerkinianum* (siehe Schmalfuss 1986 a, Abb. 18); allerdings scheint mir das einzig bekannte ♂ (Holotyp) mit 4.7 mm Länge noch nicht ganz ausgewachsen zu sein und besitzt daher möglicherweise die Sexual-Merkmale noch nicht in der Adult-Form. So zeigt auch das Ischium VII ♂ keine geschlechtsspezifi-

sche Auszeichnungen (Abb. 14). Pleopoden-Exopodit I ♂ rundlich, ohne Kaudallappen (Abb. 15, Exopodit I ♀ siehe SCHMALFUSS 1986 a, Abb. 21), Pleopoden-Endopodit I ♂ distal mit abgeknicktem Spitzenteil (Abb. 16). Uropoden-Exopodit sehr kurz, in situ das Telson nicht überragend (Abb. 13).

Die Art unterscheidet sich von dem sehr ähnlichen *P. fiumanum* durch die weiter vorragende und zugespitzte Stirnmitte, stärkere tergale Höckerung, insbesondere auf dem Oberkopf, und durch die spitzwinkligen (nicht rechtwinkligen) Hinterecken der Pereion-Epimeren VII. Bei der Einrollung bildet sie eine zitronenförmige Kugel, bedingt durch das letztere Merkmal und flachere Epimeren, während *P. fiumanum* steilere Epimeren besitzt und sich einer „eusphärischen" Einrollung annähert.

3.3. *Porcellium frontacutum* **n. sp.**

Untersuchtes Material

Holotypus: ♂, 9.0 x 3.2 mm, Nord-Griechenland, Zentral-Rodopen, Nomós Dhráma, 17 km E Elátia, 1100 m, *Fagus*, *Pinus*, leg. SCHAWALLER 27. IV. 1994 (SMNS T371).

Verbreitung (Karte Abb. 17)

Nur vom Fundort des Typen-Exemplars bekannt.

Beschreibung

Färbung: Graubraun.

Tergitstrukturen: Granuliert.

Körper zu einer möglicherweise geschlossenen Kugel einrollbar. Kopf mit rechtwinklig zugespitzter Stirnmitte, deren Spitze nicht ganz so weit nach vorne reicht wie die großen Seitenlappen (Abb. 18). Von der Stirnmitte zieht ein auffallender Grat nach unten. Pereion-Epimeren I stark winkelig eingebuchtet (Abb. 18–19), Hinterecken der Epimeren VII abgerundet rechtwinklig (Abb. 20) wie bei *P. fiumanum*, so daß bei der Einrollung eine „eusphärische" Kugel entsteht, nicht eine zitronenförmige „pseudosphärische" wie bei *P. pieperi*, wo die Hinterecken der hinteren Pereion-Epimeren spitzwinklig ausgezogen sind. Nodulus lateralis am Epimer I höher gelegen als am Epimer II (Abb. 19). Innenränder der Pleon-Epimeren V deutlich konvergierend (Abb. 21). Telson mit langem Distalteil, dieser nach der Einschnürung wieder etwas verbreitert, Apex breit und gerade abgeschnitten (Abb. 21).

Endglied der Antennengeißel doppelt so lang wie Grundglied. Carpus I–III beim ♂ mit Bürste. Ischium VII ♂ mit gerader Ventralseite (Abb. 22). Pleopoden-Exopodit I ♂ ohne distale Verlängerung (Abb. 23), Spitze des Endopoditen I ♂ nach ventrokaudal abgebogen (Abb. 24–25). Uropoden-Exopodit sehr kurz, das Telson-Ende nicht überragend (Abb. 21).

Die Art unterscheidet sich von allen anderen Arten der Gattung durch die zugespitzte Stirnmitte, die an die Verhältnisse bei der Gattung *Cylisticus* erinnert. Ein weiteres auffälliges Kennzeichen ist der lange Distalteil des Telson, der sich nach der Mitte wieder verbreitert und ein gerades, breit abgeschnittenes Ende besitzt.

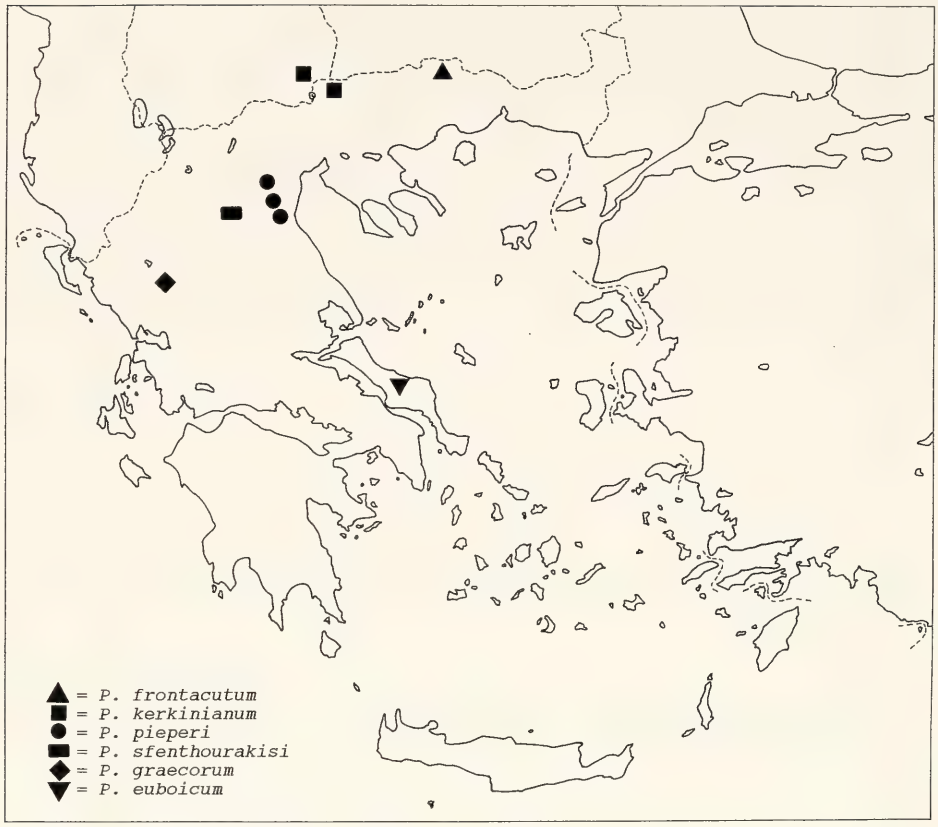


Abb. 17. Fundorte von *Porcellium euboicum*, *P. frontacutum* n. sp., *P. graecorum*, *P. kerkinianum* n. sp., *P. pieperi* und *P. sfenthourakisi* n. sp.

3.4. *Porcellium graecorum* Strouhal, 1954

Porcellium graecorum: Strouhal 1942: 148 (nomen nudum); 1954: 585, Abb. 34–37; Schmalfuss 1979: 32; 1986 a: 196, Abb. 1–4.

Untersuchtes Material

♀, Holotypus, Präparat vom Pleon (die übrigen Teile des Tieres nicht auffindbar), NW-Griechenland, Epirus, Nomós Arta, Tsumérka-Massiv (heute Athamáno genannt), Gipfel Paraskeví S des Tsumérka-Hauptgipfels Katafiyí, 1400 m, *Abies*-Wald, leg. Beier 16. VI. 1933 (NMW, Strouhal 1954).

Verbreitung (Karte Abb. 17)

Bisher ist nur das Typen-Exemplar aus dem Tsumérka-Massiv in Nordwest-Griechenland bekannt.

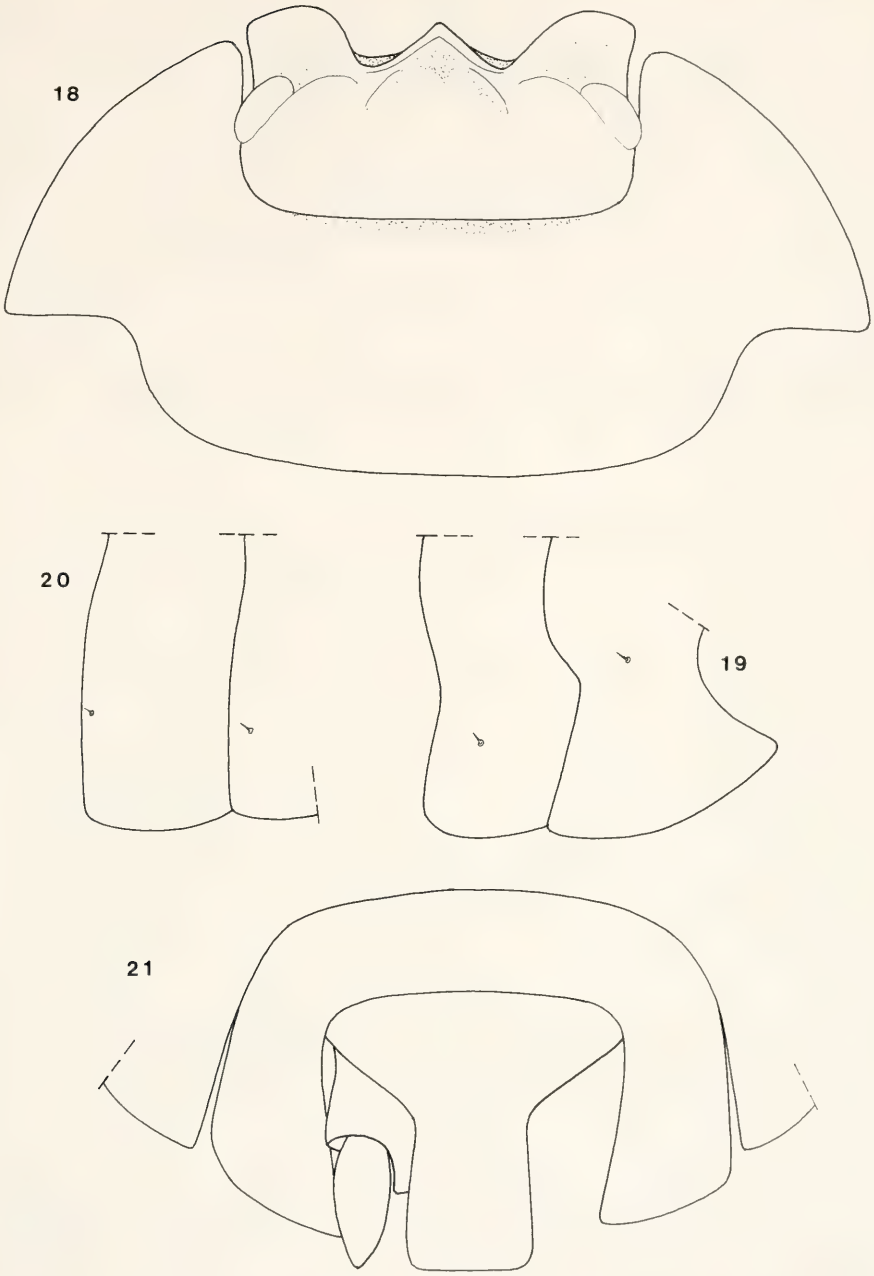


Abb. 18–21. *Porcellium frontacutum* n. sp., Holotyp, ♂, 9.0 x 3.2 mm (SMNS T371). – 18. Kopf und Pereion-Tergit I von dorsal; – 19. Pereion-Epimeren I und II; – 20. Pereion-Epimeren VI und VII; – 21. Pleon-Tergit V, Telson und Uropod von dorsal.

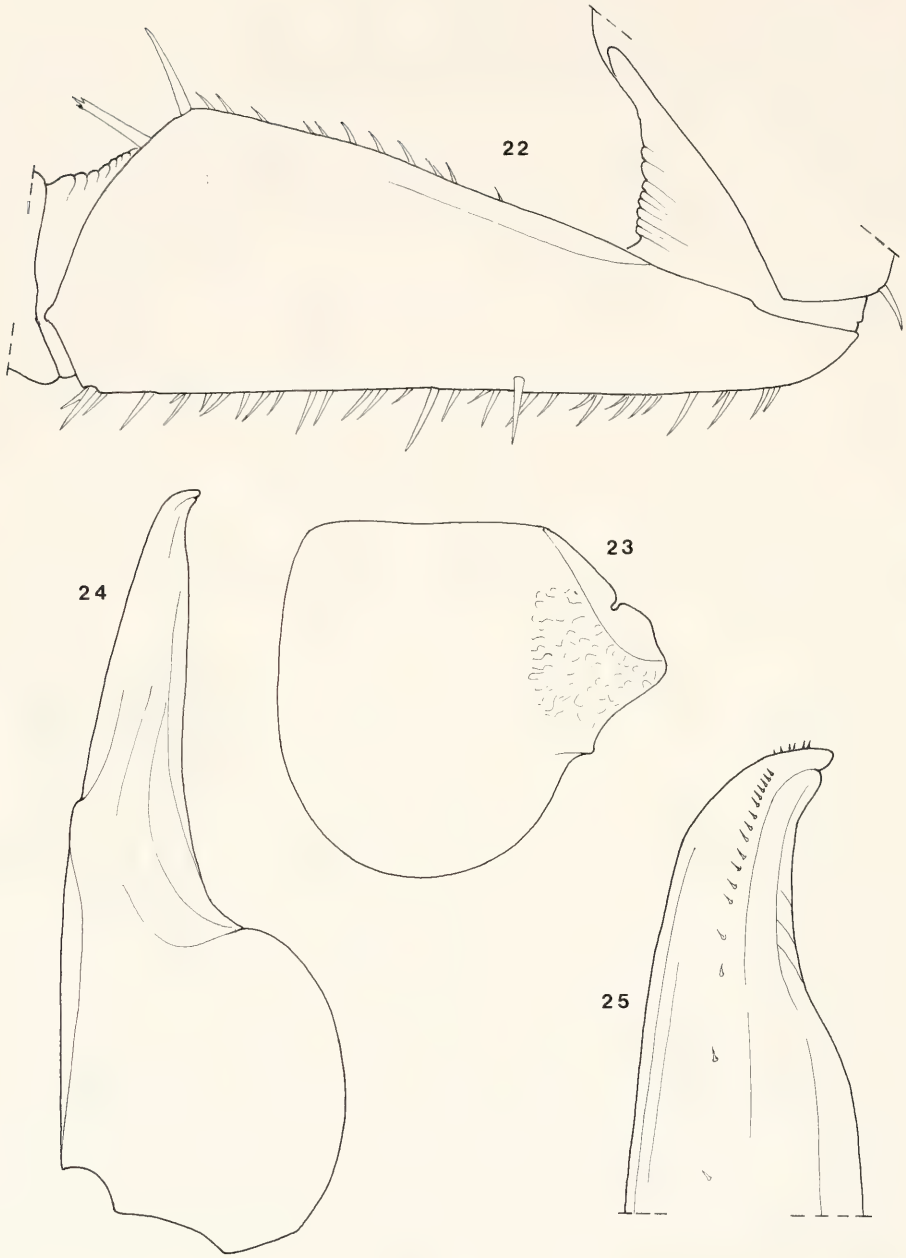


Abb. 22–25. *Porcellium frontacutum* n. sp., Holotyp. – 22. Ischium VII; – 23. Pleopoden-Exopodit I; – 24. Pleopoden-Endopodit I; – 25. Spitze des Pleopoden-Endopoditen I.

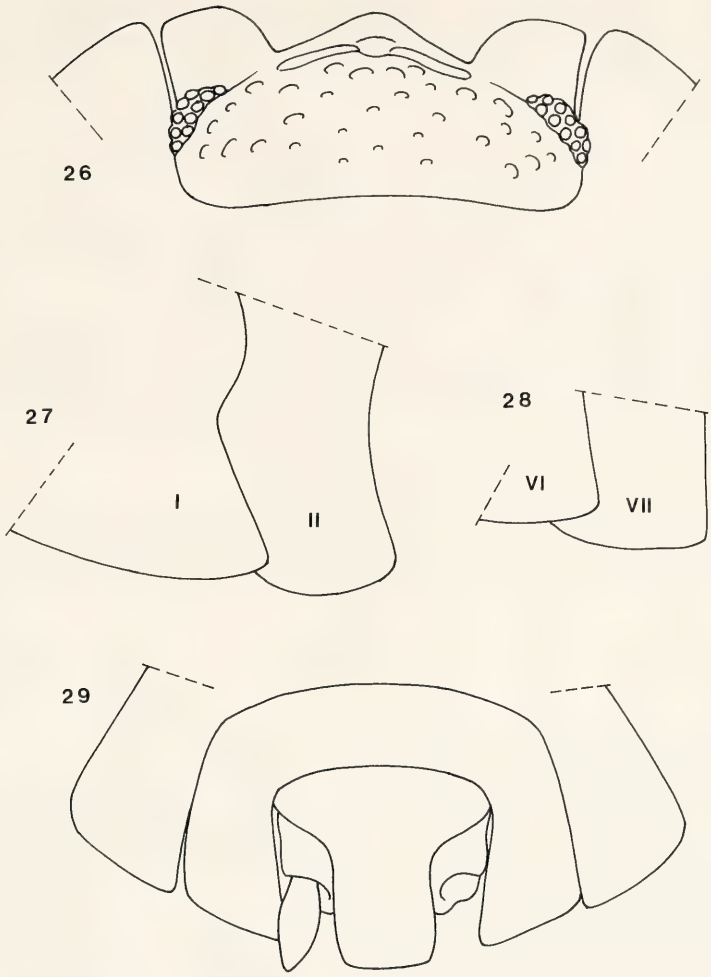


Abb. 26–29. *Porcellium graecorum*, Holotyp, ♀, 7.0 x 3.3 mm (nach Strouhal 1954). – 26. Kopf von dorsal; – 27. Pereion-Epimeren I und II; – 28. Pereion-Epimeren VI und VII; – 29. Pleon-Tergit V, Telson und Uropod von dorsal.

Beschreibung

Körpermaße: 7 x 3.3 mm.

Färbung: „Graubraun, jederseits der Thoraxmitte hell gefleckt, ein verschwommener größerer Fleck an der Basis der Thorakalepimeren" (Strouhal 1954: 586).

Tergitstrukturen: Rücken gekörnt.

Kopf mit wohlentwickelten Seitenlappen, Stirnmitte abgerundet-winkelig, gleich weit vorragend wie die Seitenlappen (Abb. 26). Pereion-Epimer I hinten mit winkeliger Einbuchtung, der lateral folgende Hinterrand gerade (Abb. 27). Innenränder der V. Pleon-Epimeren konvergierend; Telson im hinteren Bereich mit parallelen Seiten, Apex fast rechteckig abgestutzt (Abb. 29).

Antennen fehlen. Uropoden stark verkürzt, überragen in situ den Telson-Hinterrand nur wenig (Abb. 29).

Die Art gleicht *P. fiumanum* in bezug auf die Pleon-Morfologie, besitzt jedoch eine kürzere zugespitzte Stirnmitte und flachere Epimeren und kann sich (nach Strouhal 1954) nicht zu einer Kugel einrollen.

3.5. *Porcellium kerkinianum* n. sp.

Untersuchtes Material

Holotypus: ♂, 7.5 x 3.5 mm, Nord-Griechenland, Nomós Séres, Kerkíni-Gebirge N Platanákia, 1000 m, *Fagus*-Wald, leg. Schmalfuss 13. V. 1990 (SMNS T350).

Paratypen: 1 ♀ ohne Marsupium, 11. 5 x 5.7 mm, Funddaten wie Holotyp (SMNS T351). – 1 ♂, 7.0 x 3.0 m, Nord-Griechenland, Nomós Séres, Kerkíni-Gebirge N Platanákia, 1400 m, *Fagus*-Wald, leg. Schmalfuss 18. IX. 1988 (SMNS T353). – 1 ♂, 7.5 x 4.0 mm, Jugoslawisch-Makedonien, Südosten, Strumica, Besovo-Paß, 1400 m, *Fagus*, leg. Deeleman 21. IX. 1986 (SMNS T352).

Verbreitung (Karte Abb. 17)

Aus dem Kerkini-Gebirge in Nord-Griechenland und aus den gegenüberliegenden Bergen in Jugoslawisch-Makedonien bekannt. Diese Fundorte im Dreiländereck erlauben die Prognose, daß sich die Art auch im Südwesten Bulgariens finden wird.

Beschreibung

Färbung: Braun, hell gesprenkelt, auffallend helle Vorderecken der I. Pereion-Epimeren.

Tergitstrukturen: Tergitoberfläche unauffällig gekörnt.

Kopf mit abgerundeten Seitenlappen und gewinkelt vorgezogener Stirnmitte, diese gleich weit vorragend wie die Seitenlappen (Abb. 30). Pereion-Epimeren I mit winkelig eingekerbtem Hinterrand (Abb. 30–31). Pleon-Epimeren V am Innenrand nach hinten divergierend, Telson mit langem parallelseitigem distalen Teil, Apex breit abgestutzt-abgerundet (Abb. 33).

Antennengeißel: Proportionen Grundglied : Endglied = 3 : 4 bis 3 : 5.5 (beim kleinsten Exemplar). Carpus I ♂ mit Bürste. Ischium VII ♂ mit geradem Unterrand, ohne geschlechtsspezifische Sonderbildungen (Abb. 34). Pleopoden-Exopodit I ♂ ohne vorgezogenen Hinterlappen, Hinterrand konkav (Abb. 35). Pleopoden-Endopodit I ♂ mit dünner nach außen gebogener Spitze (Abb. 36–37). Uropoden-Exopodit die Pleon-Epimeren V und das Telson nach hinten überragend (Abb. 33).

Die Art besitzt flache und breite Epimeren und ist nicht zur Einrollung befähigt. Von dem ähnlichen *P. graecorum* unterscheidet sie sich durch einen schmäleren Distalteil des Telson mit abgerundetem Apex, längere Uropoden-Exopodite und divergierende Innenränder der Pleon-Epimeren V.

3.6. *Porcellium pieperi* Schmalfuss, 1986

Porcellium pieperi: Schmalfuss 1979: 32 (nomen nudum); 1986 a: 196, Abb. 5–11; Sfenthourakis 1992: 159.

Untersuchtes Material

♀ ohne Marsupium, 5.0 x 2.7 mm, Paratypus, Nord-Griechenland, Piéria-Gebirge W Katerini, Rizómata, 750 m, Buchenwald, leg. Pieper & Runze 26. IX. 1978 (SMNS T92, Schmal-

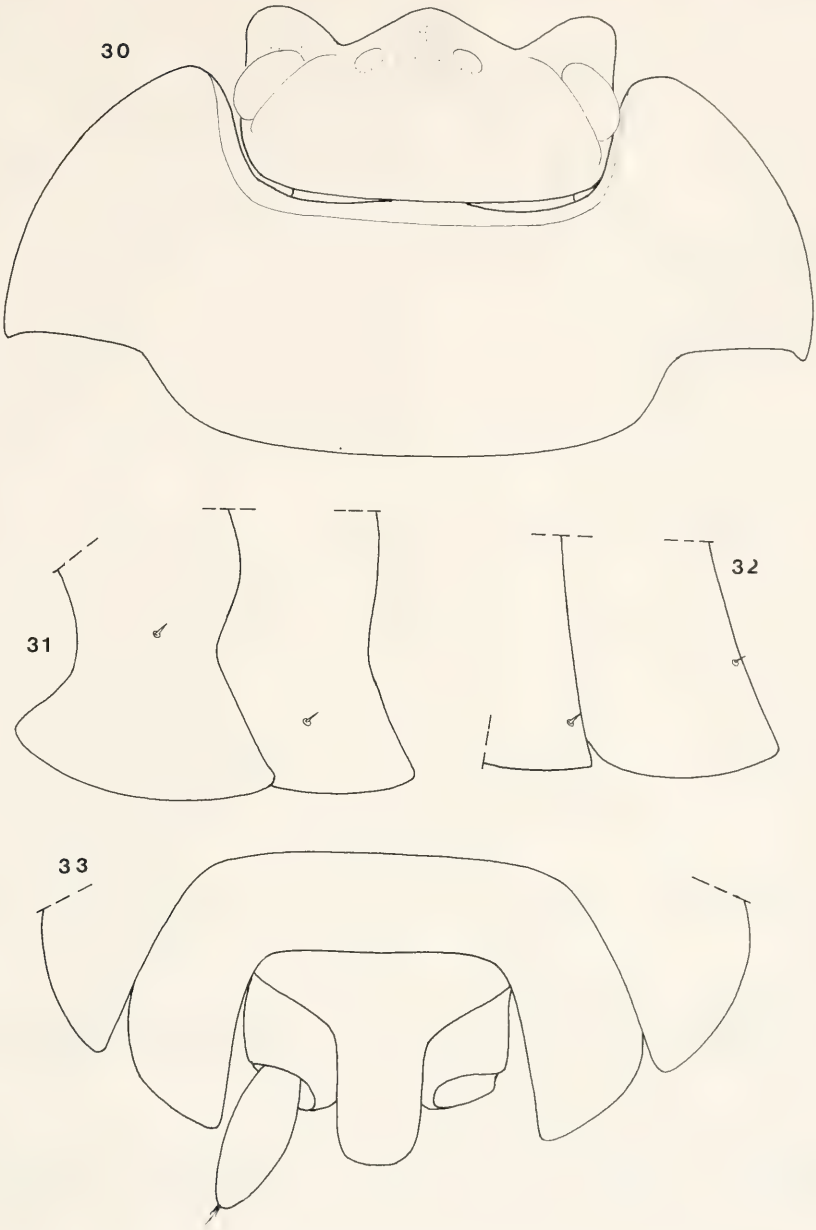


Abb. 30–33. *Porcellium kerkinianum* n. sp., Holotyp, ♂, 7.5 x 3.5 mm (SMNS T350). – 30. Kopf und Pereion-Tergit I von dorsal; – 31. Pereion-Epimeren I und II; – 32. Pereion-Epimeren VI und VII; – 33. Pleon-Tergit V, Telson und Uropod von dorsal.

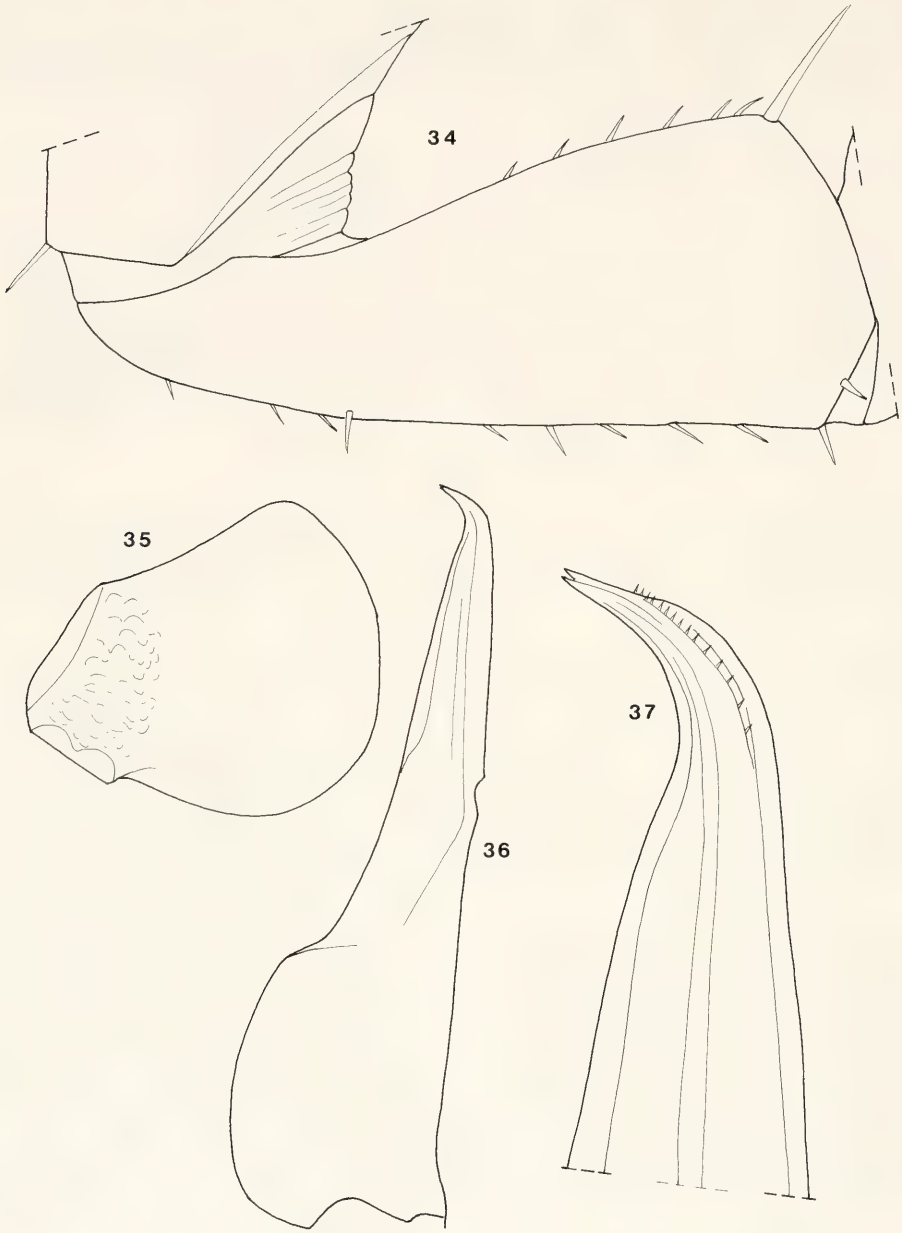


Abb. 34–37. *Porcellium kerkinianum* n. sp., Holotyp, ♂. – 34. Ischium VII; – 35. Pleopoden-Exopodit I; – 36. Pleopoden-Endopodit I; – 37. Spitze des Pleopoden-Endopoditen I.

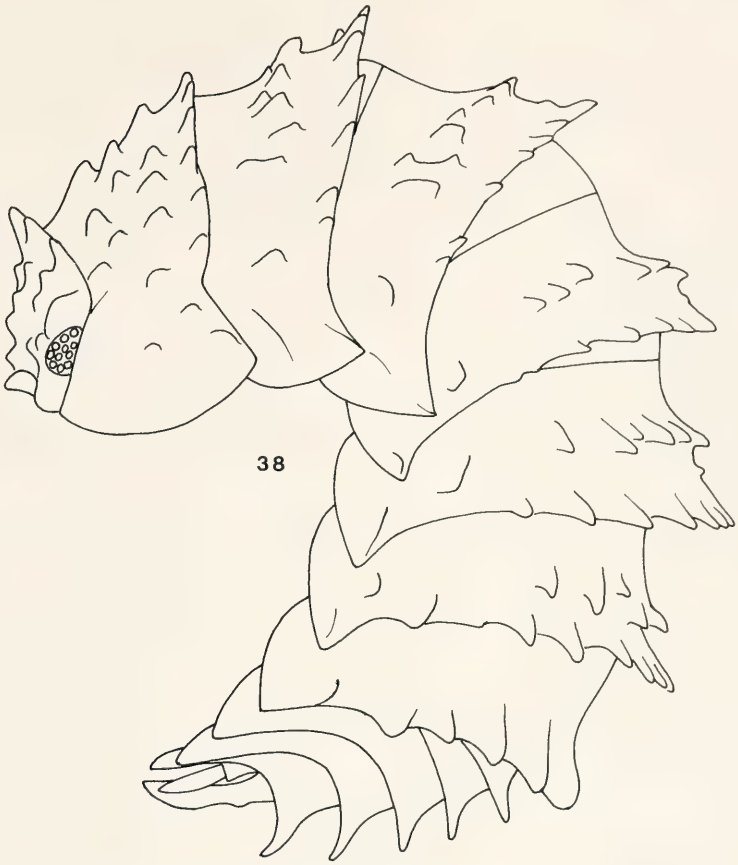


Abb. 38. *Porcellium pieperi*, Holotyp, ♀ ohne Marsupium, 6.0 x 3.0 mm, Lateralansicht (aus SCHMALFUSS 1986 a).

FUSS 1986 a). – 1 juv. ♀, Nord-Griechenland, Nomós Imathía, Vérmio-Gebirge, 7 km SW Véria, 600 m, Macchie und Laubwald an Fluß, leg. SCHAWALLER 2. V. 1994 (SMNS 2358).

Weitere Nachweise

Die Typenserie stammt von Rizómata im Piéria-Gebirge (N-Griechenland, W Kateríni, SCHMALFUSS 1986 a), des weiteren wurde die Art am Olymp festgestellt (SFENTHOURAKIS 1992).

Verbreitung (Karte Abb. 17)

Aus den drei in Nord-Süd-Richtung aufeinanderfolgenden Gebirgsstöcken Vérmio, Piéria und Olymp bekannt. Die Art wurde zwischen 600 und 750 m in Laubwald gesammelt.

Diagnostische Merkmale

Die Art ist sofort kenntlich an der zapfenartigen Tergit-Höckerung (Abb. 38–39) und dem apikal extrem verbreiterten Telson (Abb. 40). Weitere Merkmale und Ab-

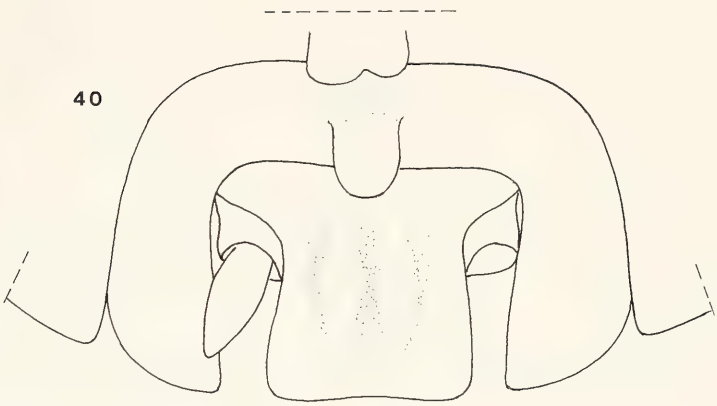


Abb. 39–40. *Porcellium pieperi*, Paratyp, ♀ ohne Marsupium, 5.0 x 2.7 mm (SMNS T92). – 39. Kopf und Pereion-Tergit I von dorsal; – 40. Pleon-Tergit V, Telson und Uropod von dorsal.

bildungen siehe Schmalfuss 1986 a. Männchen wurden von dieser Art bisher nicht beschrieben.

3.7. *Porcellium recurvatum* (Verhoeff, 1901)

Porcellio recurvatus: Verhoeff 1901: 142.
Porcellio (*Porcellidium*) *recurvatus*: Verhoeff 1907: 248.
Porcellio (*Porcellium*) *graevei* (**n. syn.**): Verhoeff 1919: 5, 10, Abb. 4–5.
Porcellium recurvatum: Verhoeff 1933: 58; 1936: 12.
Porcellium graevei: Verhoeff 1936: 13, 14: 1939: 33, 36;
Kesselyak 1937: 91;
Strouhal 1951: 121;

STROUHAL & FRANZ 1954: 573;
GRUNER 1966: 303, Abb. 236 A–C.
Porcellium witoschicum (**n. syn.**): VERHOEFF 1936: 13, Abb. 16–18.
Porcellium storkani (**n. syn.**): FRANKENBERGER 1940 b: 139, Abb. 4–7;
RADU 1985: 70, Abb. 45 A–B, 46 A–E;
SCHMALFUSS 1986 a: 203, Abb. 23–30.
SFENTHOURAKIS 1992: 159, 162.
Porcellium rhodopinum (**n. syn.**): VANDEL 1967: 339, 362, 365, Abb. 12 A–C.

Untersuchtes Material
(nur Proben mit ♂♂ berücksichtigt)

Lectotypus von *Porcellio recurvatus* Verhoeff, 1901, hiermit designiert: ♂ (7.0 x 3.5 mm), Bosnien: Berg Igman bei Sarajewo, leg. VERHOEFF 1900 (VERHOEFF 1901, SMNS T349).

Paralectotypen von *Porcellio recurvatus* Verhoeff, 1901: 3 ♂♂, 1 ♀ mit Marsupium, 1 ♀ ohne Marsupium, Funddaten wie Lectotypus (VERHOEFF 1901, SMNS T215).

Griechenland: 1 ♂, Nomós Kavála, Pangéon-Gebirge, Ost-Flanke, 700 m, *Fagus*, *Quercus*, leg. SCHAWALLER 30. IV. 1994 (SMNS 2466). – 2 ♂♂, 1 ♀ mit Marsupium, 1 ♀ ohne Marsupium, Nomós Pieriá, Olymp-Massiv, Skólio, 2900 m, leg. SFENTHOURAKIS 4. VIII: 1990 (ZMUA). – 1 ♂, Nomós Kozáni, Paß 8 km W Pendálofos, 1400 m, *Pinus*, *Fagus*, *Abies*, leg. SCHAWALLER 4. V. 1994 (SMNS 1507).

Bulgarien: 2 ♂♂, 2 ♀♀ (durch Austrocknung zur Unkenntlichkeit verschrumpft) und 2 mikroskopische Präparate der männlichen Pleopoden und Pereiopoden, Nr. 5299–1 und 5299–2 (**Syntypen** von *Porcellium rhodopinum* Vandel, 1967), Bezirk Pazardzik, „Sveti Konstanteti" bei der Stadt Pestera, leg. BERON IX. 1962 (VANDEL 1967, MNHNP).

Jugoslawisch-Makedonien: 6 Ex., National-Park Galicica E Ohrid-See, 1100 m, *Fagus*-Wald, leg. C. & P. DEELEMAN 18. IX. 1986 (SMNS 5120).

Montenegro: 1 ♂, Bjelasica-Gebirge, Lubnica, zwischen Ivangrad und Kolasin, Fichten-Buchen-Wald, 1000 m, leg. C. & P. DEELEMAN 31. VII. 1967 (SMNS 5176).

Österreich: 1 ♂, Kärnten, Koralpe, 1250 m, leg. BAEHR 9. IX. 1979 (SMNS 6196).

Weitere Nachweise

Österreich: Zahlreiche Fundorte (*P. „graevei"*: VERHOEFF 1919, 1939, STROUHAL 1951, STROUHAL & FRANZ 1954).

W-Ungarn: Köszeger Gebirge (*P. „graevei"*: KESSELYAK 1937).

Bulgarien: Witoscha-Gebirge S Sofia (*P. „witoschicum"*: VERHOEFF 1936).

Jugoslawisch-Makedonien: Pelister-Gebirge SW Bitola (*P. „storkani"*: FRANKENBERGER 1940 b).

Griechenland: Nomós Kavála, Pangéon-Gebirge, 1400 m; Olymp, Prionia, 1500–1800 m (*P. „storkani"*: SCHMALFUSS 1986a); Olymp, 1300–2900 m (*P. „storkani"*: SFENTHOURAKIS 1992).

Die Angabe „ein vereinzeltes ♀ ... am Trebewic" in der Erstbeschreibung von „*Porcellio recurvatus*" (VERHOEFF 1901: 143) betrachte ich als nicht gesichert, ebensowenig die ♀♀ von *P. „storkani"* von „Jablanica" und „Sar (in via de Jezerac)" (FRANKENBERGER 1940 b) und aus dem Vérnon-Gebirge (SCHMALFUSS 1986 a), da die ♀♀ artlich nicht eindeutig zu bestimmen sind. RADU (1985) zitiert die Angaben von FRANKENBERGER (1940 b) und meldet keine Neufunde von *P. „storkani"*. Seine Abbildungen 45 A–B und 46 A–E sind jedoch Originale, so daß ihm Material dieser Art vorgelegen haben muß.

Abb. 41. Fundorte von *Porcellium recurvatum* (Gesamtverbreitung). – *Raster*: Gebiet hoher Fundort-Dichte in Österreich. – In Anführungszeichen sind die Fundorte der hier als Synonyme von *recurvatum* betrachteten Formen angegeben.

Verbreitung (Karte Abb. 41)

Porcellium recurvatum in der hier dargestellten Definition ist verbreitet von Österreich über West-Ungarn, das ehemalige Jugoslawien, das westliche Bulgarien bis nach Nord-Griechenland. Es ist davon auszugehen, daß die Art auch in Albanien vorkommt. Die Lücken im ehemaligen Jugoslawien dürften Erfassungslücken sein. Die Art ist somit über das kontinentale Südost-Europa verbreitet wie *P. collicola*, wobei sie weniger weit nach Norden und Osten vorgestoßen ist. Im südlichen Teil des

Verbreitungsgebietes liegen alle Fundorte in montanen Waldbiotopen über 700 m, am Olymp wurde sie nach SFENTHOURAKIS (1992) bis in 2900 m Höhe festgestellt.

Taxonomie

Nach meiner hier dargelegten Interpretation von *Porcellium recurvatum* wurde die Art insgesamt fünfmal beschrieben. Dies liegt zum einen an der völlig unzureichenden und abbildungslosen Erstbeschreibung VERHOEFFS, nach der die Art nicht zu identifizieren ist. Zum anderen wurde nicht bedacht, daß das wichtigste diagnostische Merkmal, die I. Pleopoden-Endopoditen des ♂, durch verschiedenartige Konservierungen und Einbettungen in seiner Form gewisse Unterschiede aufweisen kann. Die Endteile dieses I. Endopoditen haben eine gazellenhornartige dreidimensionale Form, die Spitze kann je nach Lage und Behandlung nach kaudal oder nach ventral (bei einer Abbildung also in die Bildebene hinein) gedreht sein. Bei einer Anzahl von Präparaten zeigen sich diese beiden Möglichkeiten im selben Endopoditen-Paar (Abb. 5). Sehr wahrscheinlich wird der Winkel, in welchem die Endteile abgebogen sind, von den Konservierungs- und Einbettungsmedien beeinflußt. Wie meine Abb. 50 im Vergleich zu VANDELS Abb. 12 C (1967: 363) zeigt – beide Abbildungen wurden vom selben Präparat angefertigt – sind die Zeichnungen von *P. „rhodopinum"* ungenau und zum Teil falsch, wie die Form des I. Pleopoden-Exopoditen. Man vermißt bei den früheren Autoren zudem das Bewußtsein, daß eine Art ein Verbreitungsgebiet besitzt und nicht punktförmig vorkommt. Im Falle von *P. „rhodopinum"* hätte zum Beispiel die Tatsache, daß der Fundort nur 100 km von der Typenlokalität von *P. „witoschicum"* entfernt liegt, zu mehr Vorsicht gemahnen müssen.

Beschreibung

Körpermaße: Das größte hier untersuchte Exemplar (♀ mit Marsupium) ist 7.2 x 3.2 mm. FRANKENBERGER (1940 b) gibt für *P. „storkani"* als Maximal-Länge 8.5 mm an.

Färbung: Braun mit variablen gelblichen Flecken.

Tergitstrukturen: Tergite mit undeutlichen Höckern.

Körper nicht einrollbar. Kopf mit abgerundeter Stirnmitte, die nicht aufgeworfen ist (Abb. 42). Pereion-Epimeren I mit tief winkelig eingebuchtetem Hinterrand und spitz ausgezogener Hinterecke (Abb. 43), Nodulus lateralis höher gelegen als am II. Epimer. Hinterecken der Epimeren VII spitzwinklig (Abb. 44). Innenränder der Pleon-Epimeren V divergierend, Telson am Distalteil mit konvergierenden Seiten, Apex sehr breit abgerundet oder abgestutzt (Abb. 45, 53). Die Morfologie des Telson scheint in beträchtlichem Maße zu variieren.

Verhältnis Grundglied : Endglied der Antennengeißel 2 : 3 bei adulten ♀♀. Männliche Pereiopoden I–IV an Carpus und Merus mit Bürsten, die bei ♂♂ unter 5 mm Länge noch nicht entwickelt sind. Ischium VII ♂ mit gerader Ventralseite und einer Reihe stärkerer Borsten (Abb. 46, 57). Pleopoden-Exopodit I ♂ rundoval, ohne kaudale Verlängerung (Abb. 47, 49–50, 54, 58). Pleopoden-Endopodit I gazellenhornförmig zweifach abgebogen, wobei die zweite (distale) Abbiegung nach ventral oder ventrokaudal gerichtet ist (Abb. 48–50, 55–56, 59–60). Die genaue Richtung der zweiten Abbiegung kann je nach Einbettungslage und wohl auch je nach Einbettungsmedium variieren, was zu den oben genannten taxonomischen „Verwirrungen" geführt hat. Uropoden-Exopodite stark verkürzt, die Telson-Spitze nur knapp überragend (Abb. 45).

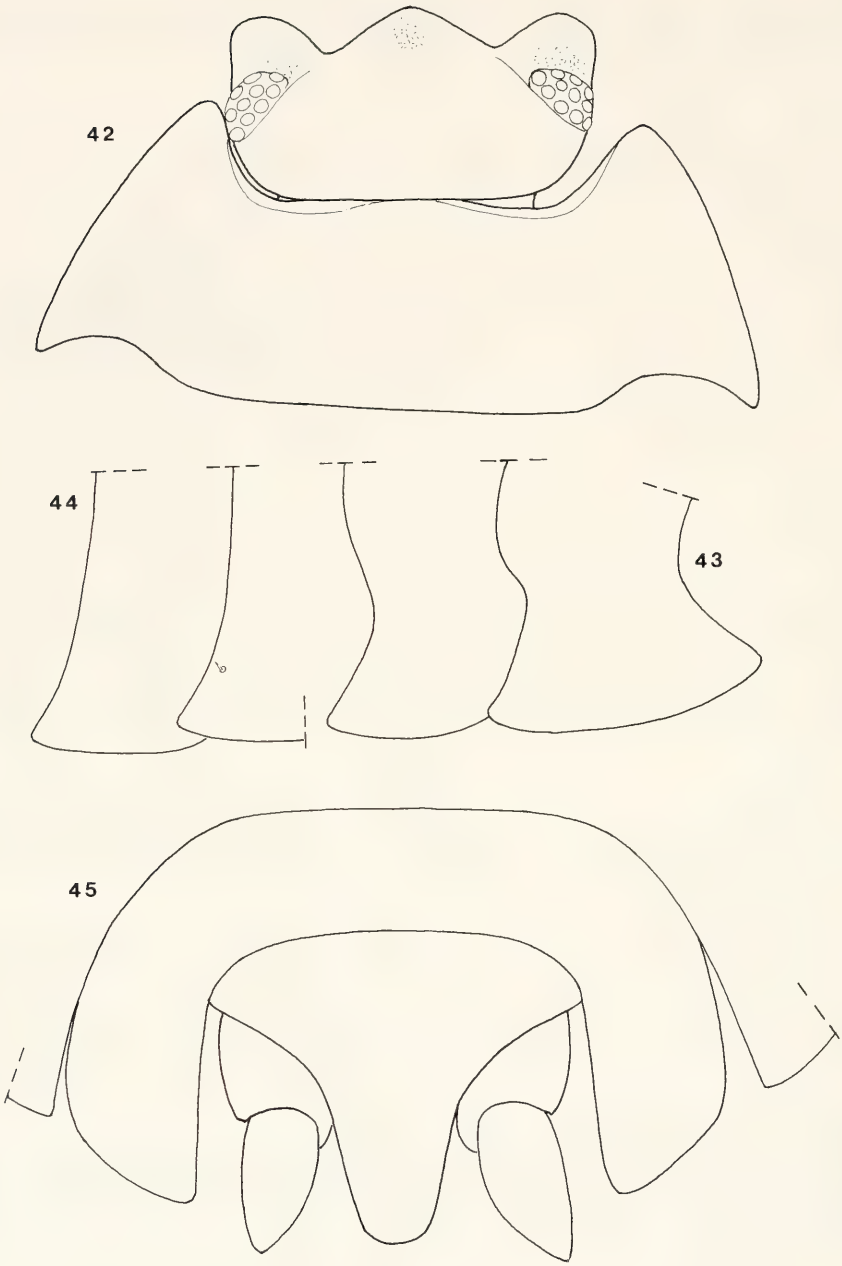
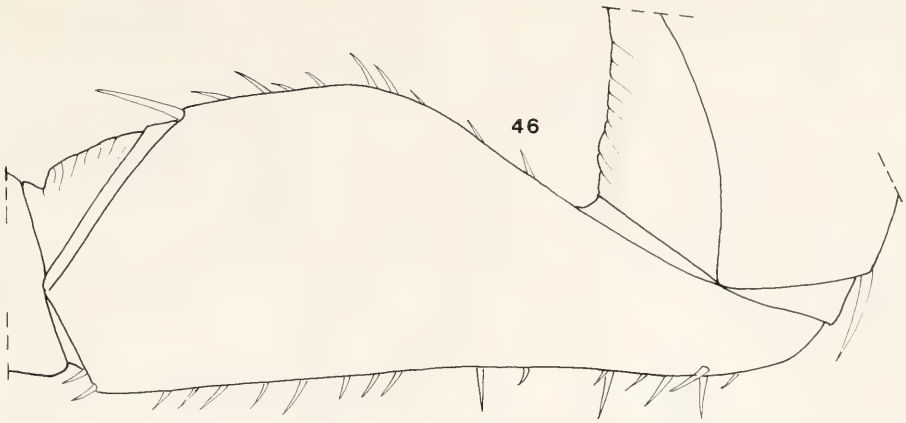


Abb. 42–45. *Porcellium recurvatum*, Lectotyp, ♂, 7.0 x 3.5 mm, Bosnien, Berg Igman bei Sarajewo (SMNS T349). – 42. Kopf und Pereion-Tergit I von dorsal; – 43. Pereion-Epimeren I und II (Noduli laterales wegen schlechten Zustands der Kutikula nicht erkennbar); – 44. Pereion-Epimeren VI und VII; – 45. Pleon-Tergit, Telson und Uropoden von dorsal.



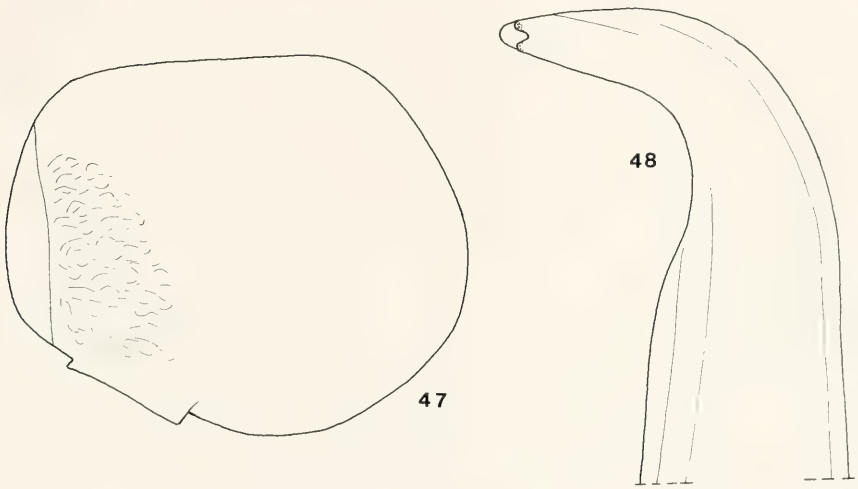


Abb. 46–48. *Porcellium recurvatum*, Lectotyp, ♂. – 46. Ischium VII; – 47. Pleopoden-Exopodit I; – 48. Spitze des Pleopoden-Endopoditen I.

Die Art ähnelt auf den ersten Blick *P. collicola*, besitzt aber sehr viel kürzere Uropoden-Exopodite. Das sicherste Unterscheidungsmerkmal sind die gazellenhornförmigen Endteile der männlichen Pleopoden-Endopodite I, die auch schon bei ♂♂ von 4 mm Länge in dieser Form ausgeprägt sind.

3.8. *Porcellium sfenthourakisi* n. sp.

Untersuchtes Material

Holotypus: ♂, 7.5 x 3.5 mm, Nord-Griechenland, Makedonien, „Vourinos valley, 1100 m, prairie", leg. Sfenthourakis 18. V. 1992 (SMNS T372).

Paratypen: 2 ♀♀ ohne Marsupium, Funddaten wie Holotyp (SMNS T373). – 2 ♂♂, 1 ♀ mit Marsupium, 4 ♀♀ ohne Marsupium Nord-Griechenland, Makedonien, „Vourinos valley,

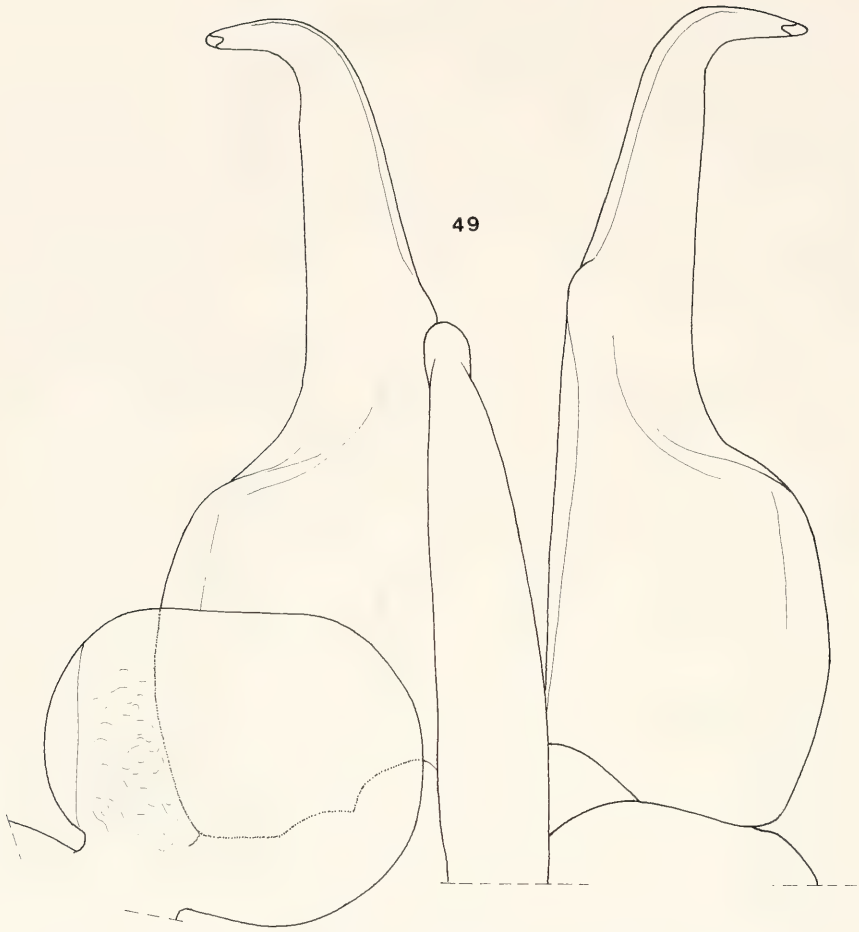


Abb. 49. *Porcellium recurvatum*, Lectotyp, ♂, Pleopoden I.

calcarious rocks, maquis", leg. Sfenthourakis 19. V. 1992 (ZMUA). – 2 ♀♀ ohne Marsupium, Nord-Griechenland, Makedonien, „Vourinos valley, pine forest, 1200 m", leg. Sfenthourakis 19. V. 1992 (SMNS T374).

Verbreitung (Karte Abb. 17)

Nur aus dem westlich des Olymp gelegenen Vúrinos-Gebirge bekannt.

Beschreibung

Färbung: Graubraun mit hellen Sprenkeln, die Epimeren etwas aufgehellt. Auffällig sind die pigmentlosen Uropoden.

Tergitstrukturen: Tergite leicht gehöckert, weniger kräftig als bei *P. euboicum*.

Die Art ist dem *P. euboicum* sehr ähnlich. Einige auffällige Unterschiede deuten jedoch auf einen gesonderten Art-Status. Wie bei *P. euboicum* ist die Stirnmitte (der sogenannte Kopfmittellappen) stark nach oben vorgezogen, ist aber in der Dorsal-

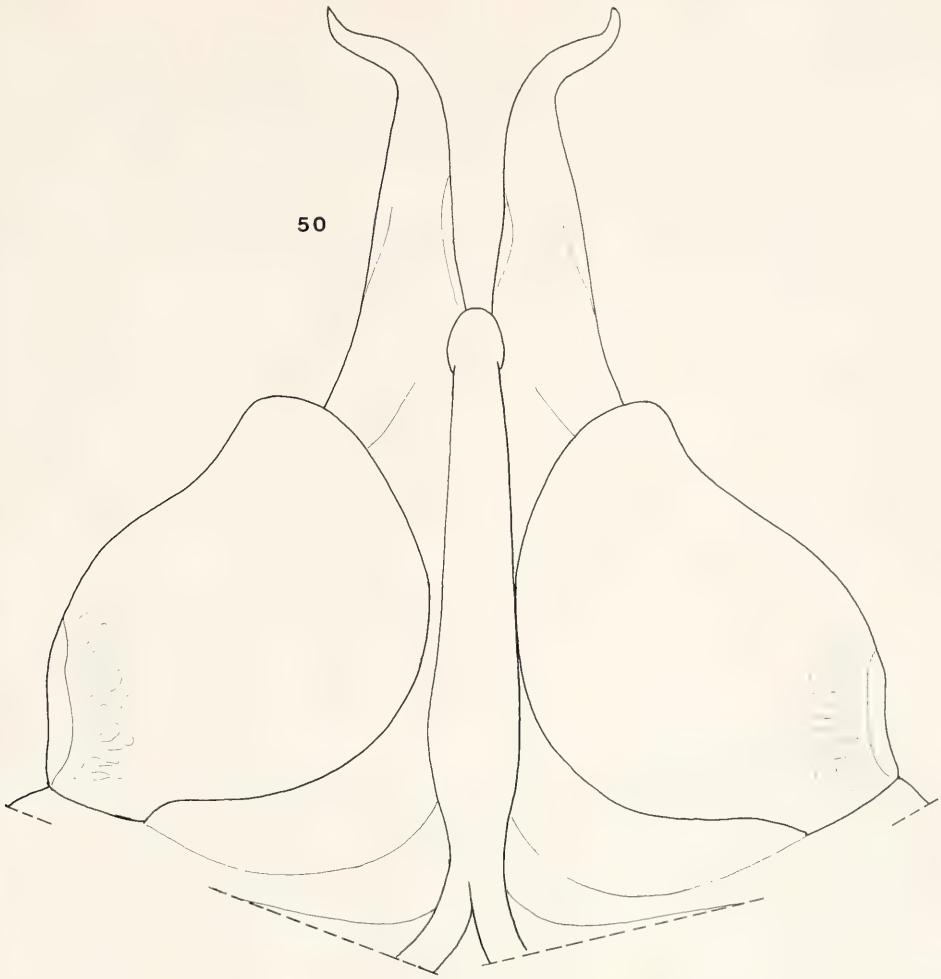


Abb. 50. *Porcellium „rhodopinum"*, Syntypus, VANDEL-Präparat (Bulgarien, „Sveti Konstanteu Pèstera (Pazardzik), leg. BERON 1.–10. IX. 1962" (VANDEL-Kollektion Toulouse), Pleopoden I.

ansicht weniger zugespitzt (Abb. 61). Die Pereion-Epimeren I sind etwas steiler und vorne nicht aufgekrempt, die gesamte Körperform tendiert mehr zur eusphärischen Einrollung. Der Lateralrand der I. Epimeren ist länger als bei *P. euboicum*, die Noduli laterales sind nicht so weit nach oben gerückt (Abb. 62–63). Das Telson ist länger als bei *P. euboicum* und der distale Teil ist nach der Mitte wieder verbreitert (Abb. 64). Ischium VII (Abb. 65) und die Pleopoden I (Abb. 66–67) sind den entsprechenden Extremitäten von *P. euboicum* sehr ähnlich, wobei zu bedenken ist, daß das abgebildete ♂ von *P. euboicum* noch nicht ausgewachsen ist. Uropoden siehe Abb. 64, Exopodit überragt in situ das Telson nicht.

Derivatio nominis: Die Art ist Dr. SPYROS SFENTHOURAKIS (Athen) gewidmet, durch dessen Arbeiten unsere Kenntnis der griechischen Land-Isopoden in jüngster Zeit bedeutende Fortschritte gemacht hat.

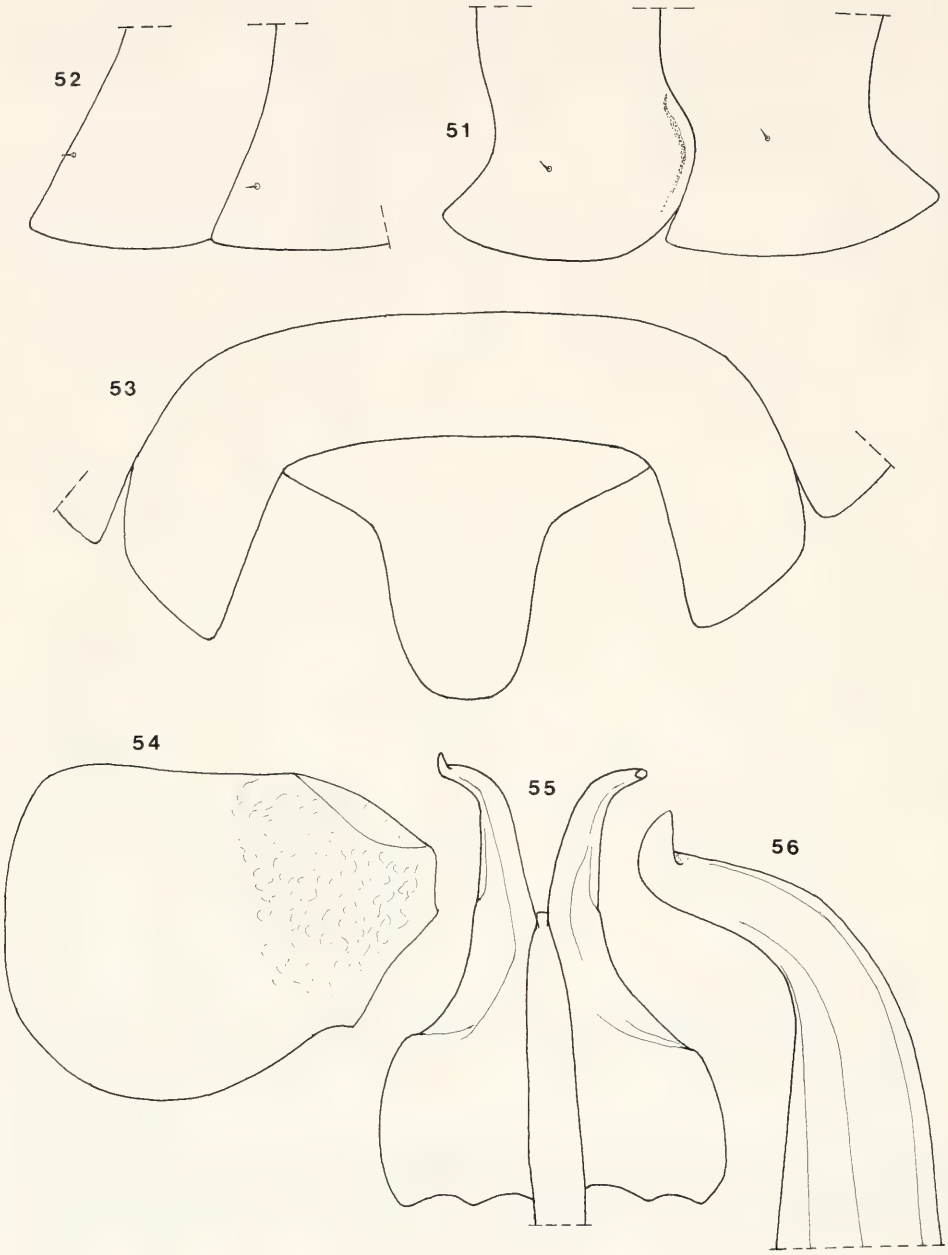


Abb. 51–56. *Porcellium recurvatum*, Griechenland, Olymp (ZMUA). – 51. ♀ mit Marsupium, 7.2 mm lang, Pereion-Epimeren I und II; – 52. wie vor, Pereion-Epimeren VI und VII; – 53. wie vor, Pleon-Tergit V und Telson von dorsal; – 54. ♂, 5 mm lang, Pleopoden-Exopodit I; – 55. wie vor, Pleopoden-Endopodite I; – 56. wie vor, Spitze des Pleopoden-Endopoditen I.

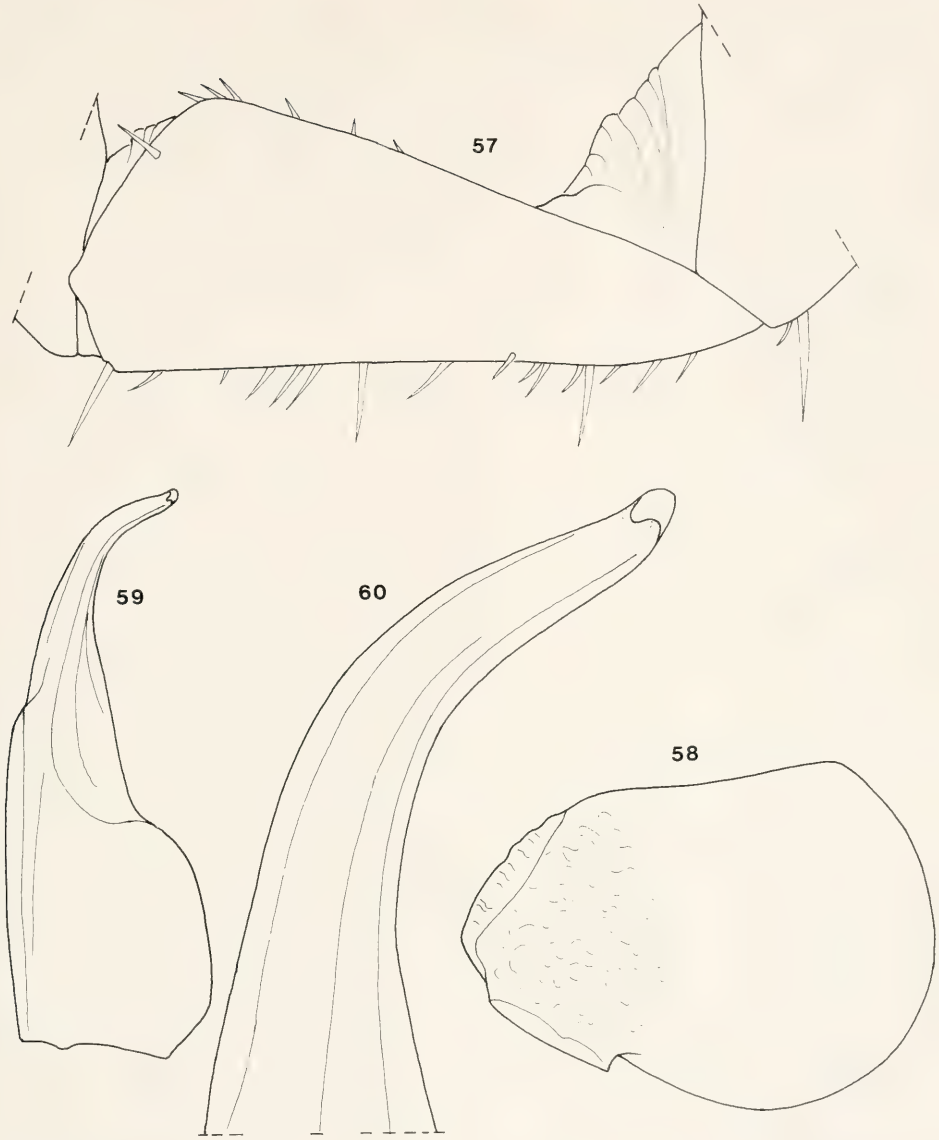


Abb. 57–60. *Porcellium recurvatum*, Österreich (SMNS 6196), ♂, 5 mm lang. – 57. Ischium VII; – 58. Pleopoden-Exopodit I; – 59. Pleopoden-Endopodit I; – 60. Spitze des Pleopoden-Endopoditen I.

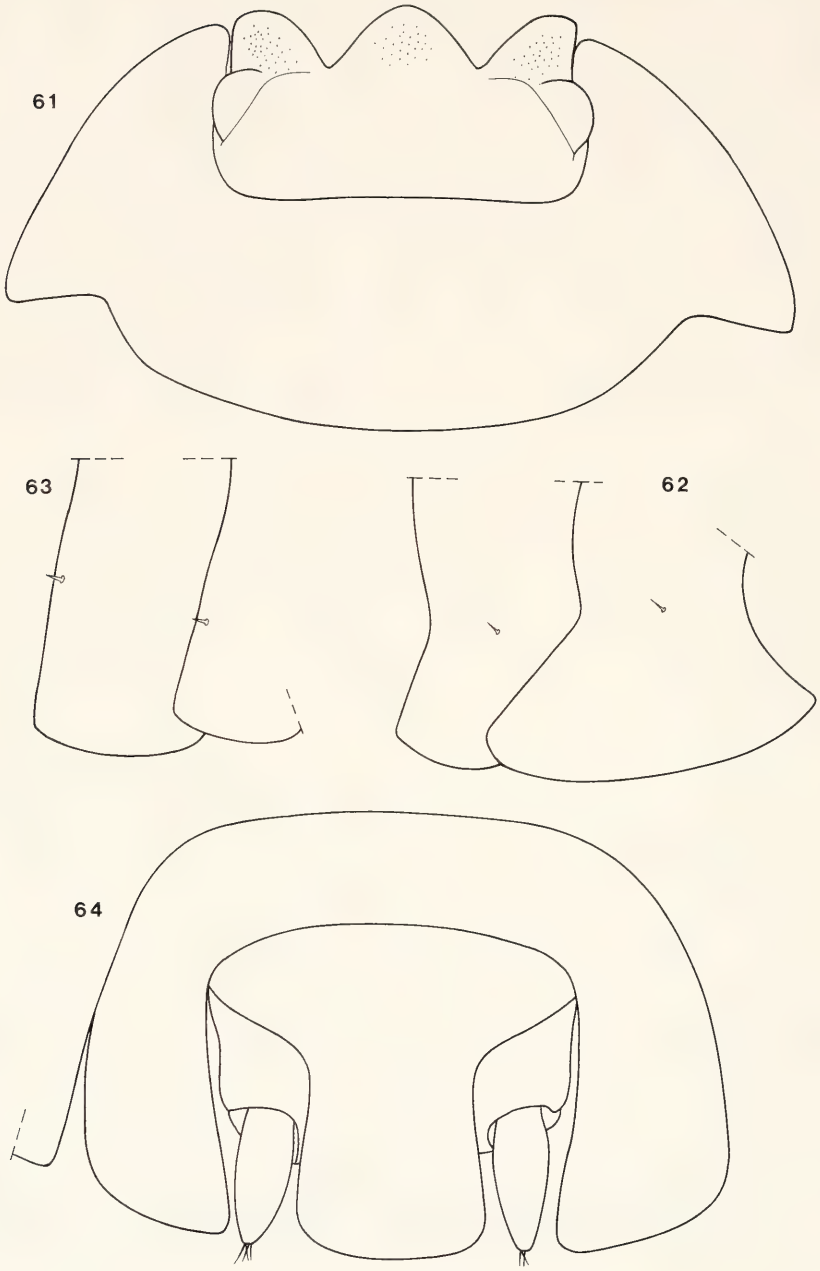


Abb. 61–64. *Porcellium sfenthourakisi* n. sp., Holotyp, ♂, 7.5 x 3.5 mm (SMNS T372). – 61. Kopf und Pereion-Tergit I von dorsal; – 62. Pereion-Epimeren I und II; – 63. Pleon-Tergit V, Telson und Uropod von dorsal.

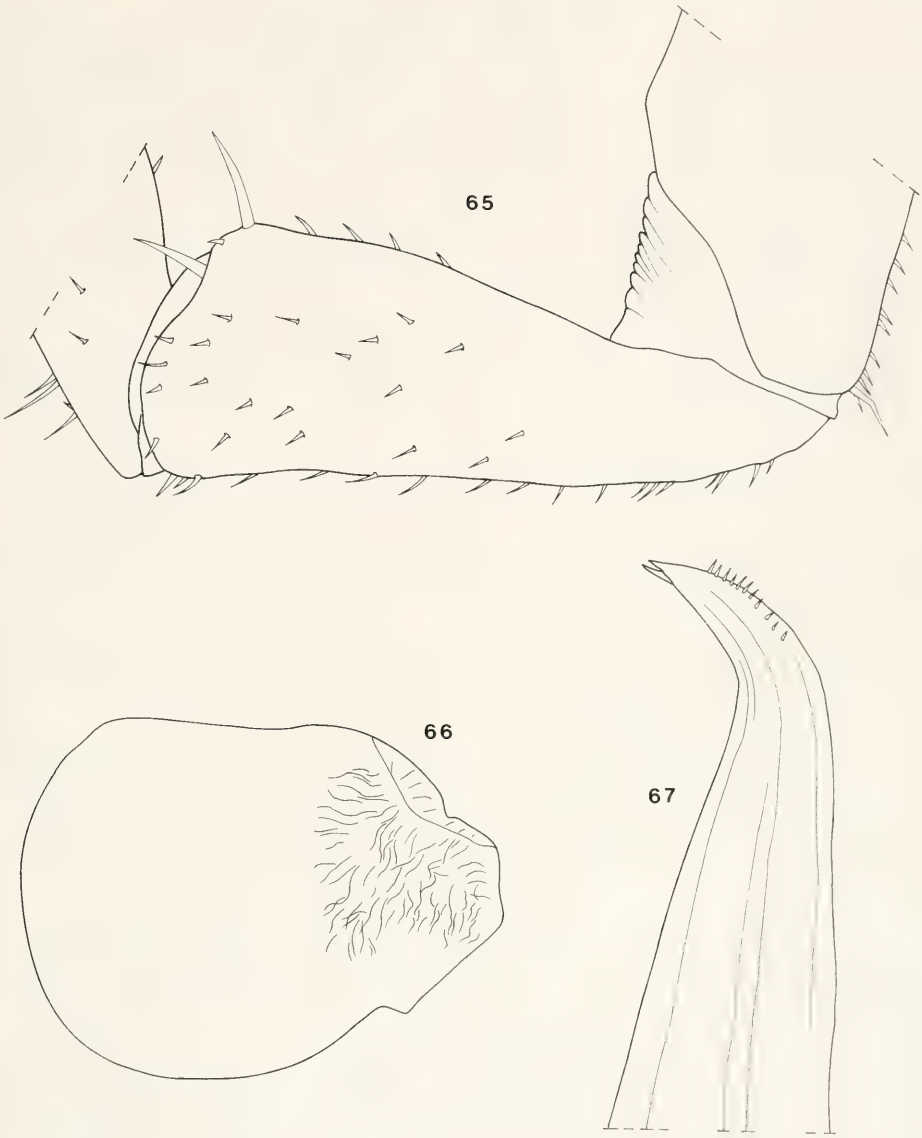


Abb. 65–67. *Porcellium sfenthourakisi* n. sp., Holotyp, ♂. – 65. Ischium VII; – 66. Pleopoden-Exopodit I; – 67. Spitze des Pleopoden-Endopoditen I.

4. Phylogenetische Beziehungen

Wie schon erwähnt, sind die phylogenetischen Beziehungen der Gattung *Porcellium* zu den anderen Gattungen der Trachelipodidae (die wahrscheinlich kein Monophylum darstellt) beim derzeitigen Kenntnisstand nicht zu klären. Die Ähnlichkeit der Respirationsorgane an den Pleopoden-Exopoditen mit den Verhältnissen bei den Gattungen *Trachelipus* und *Nagurus* (vergleiche SCHMALFUSS 1994) können innerhalb der Familie nur als Symplesiomorfien gedeutet werden. Der nach oben gerückte Nodulus lateralis am Pereionit I muß bei *Porcellium* als Parallel-Entwicklung zu der Situation bei *Trachelipus* und den europäischen *Nagurus*-Arten gewertet werden, da diese Merkmalsform bei *P. collicola* (noch) nicht vorhanden ist.

Die Beziehungen der Arten innerhalb der Gattung *Porcellium* können in einem Kladogramm dargestellt werden, wenn man die folgende Deutung der Merkmale und Lesrichtungen zugrunde legt. *P. collicola* wird als die Art mit den meisten plesiomorfen Merkmalen betrachtet, so daß sie zu einem gewissen Grad die Grundplan-Verhältnisse des gemeinsamen *Porcellium*-Vorfahren repräsentiert. Der Körper besitzt kein Einrollungsvermögen; der Kopf hat relativ kurze Seitenlappen und eine nur mäßig vorgezogene Stirnmitte, die nicht nach oben vorgezogen ist. Das I. Pereion-Epimer ist kurz und schmal, die Ausbuchtung am Hinterrand ist völlig gerundet, ebenso die Hinterecke des Epimers. Im Zusammenhang damit ist der Nodulus lateralis nicht nach oben verrückt, sondern steht auf gleicher Höhe wie am II. Pereionit. Der Querschnitt der Tergite ist kreisabschnittförmig ohne abgeflachte Seitenteile, dadurch ist die Art relativ zur Körperlänge schmäler als alle anderen. Die Innenseiten der Pleon-Epimeren V divergieren, das Telson besitzt einen Distalteil mit stark konvergierenden Seiten und einer im Vergleich zu den anderen Arten schmal gerundeten Spitze, die Uropoden-Exopodite sind nahezu so lang wie das Telson und überragen dieses in situ weit nach hinten. Insgesamt repräsentiert *P. collicola* daher eher den „Renner"-Typ als den „Klammerer" (siehe SCHMALFUSS 1984).

Bei den übrigen Arten der Gattung werden nun stufenweise die Merkmale des „Klammerers" und über diesen Typ der des „pseudosphärischen" (zitronenförmigen) Kuglers und schließlich des „eusphärischen" Kuglers erworben Die Einkerbungen zwischen den Kopflappen werden tiefer und die Stirnmitte wird nach oben gekrempt, was einen besseren Schutz der nach hinten angelegten Antennen bewirkt. Das I. Pereion-Epimer wird länger und breiter und zunächst flacher, was ein effektiveres Klammern ermöglicht. Der nach oben gerückte Nodulus lateralis ist wahrscheinlich eine damit gekoppelte Veränderung, da das vergrößerte Epimer möglicherweise durch eine Verschiebung von Wachstumszonen und durch allometrische Wachstumsvorgänge erreicht wird. Das bedeutet, daß die Veränderung der Position des als taktiles Organ fungierenden Nodulus lateralis selbst nicht adaptiv gewesen sein muß, da die genaue Position dieses Organs vielleicht selektionsneutral ist. Ein Vergleich gleich großer Tiere des Renners *P. collicola* mit dem Kugler *P. fiumanum* zeigt auch, daß das VII. Laufbein bei ersterer Art zwar geringfügig, aber deutlich kräftiger und länger ist. Das Körperende entwickelt sich in Richtung auf eine geschlossene Umrißlinie durch Verbreiterung des Telson-Endes, Verkürzung der Uropoden und Verengung der Innenseiten der V. Pleon-Epimeren. Die Extremform in dieser Hinsicht bildet *P. pieperi*, bei dem die Uropoden nicht mehr aus der Umrißlinie herausragen und das Körperende von dem extrem verbreiterten Telsonende ge-

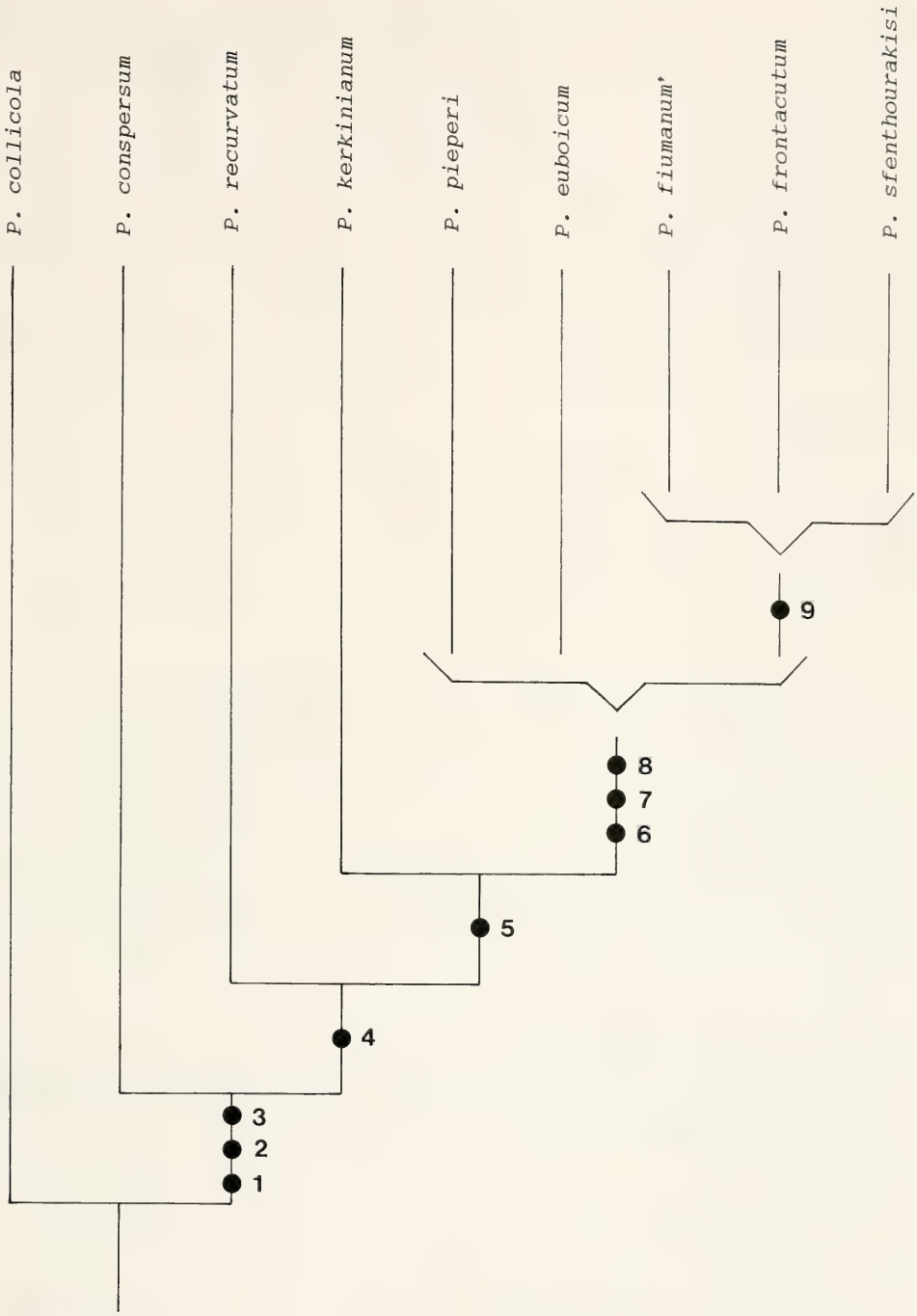


Abb. 68. Kladogramm der Gattung *Porcellium*. Synapomorfien numeriert, Erläuterungen Kap. 4, S. 17 f.

bildet wird und so stark an die Verhältnisse bei den Armadillidae erinnert. Die geschlossene Umrißlinie ist zunächst bei den „Klammerern" von Vorteil, da dadurch keine Lücken mehr vorhanden sind, mit deren Hilfe das Tier vom Substrat abgehebelt werden kann. Bei den Kuglern schließlich verhindert dieser geschlossene Umriß, daß das eingerollte Tier aufgehebelt werden kann.

P. collicola wird also als die in vieler Hinsicht plesiomorfe Schwestergruppe aller weiteren *Porcellium*-Arten betrachtet. Als Autapomorfie von *P. collicola* kann die spezifische Morfologie der Spitze des Pleopoden-Endopoditen II ♂ mit der runden beborsteten Vorwölbung betrachtet werden. Die Schwestergruppe besitzt folgende Synapomorfien (die Nummern beziehen sich auch auf das Kladogramm Abb. 68):

1. Pereion-Epimeren I verlängert und verbreitert, dadurch Nodulus lateralis nach medial verschoben und Einbuchtung winkelig (plesiomorf: Pereion-Epimeren I kurz und schmal, Nodulus lateralis auf gleicher Höhe wie am Epimer II, Einbuchtung gerundet).

2. Distaler Telsonteil verbreitert, dadurch Apex breit gerundet oder abgesetzt (plesiomorf: Apex schmal gerundet wie in Abb. 5).

3. Uropoden verkürzt, Exopodit höchsten 3/4 so lang wie Telson (plesiomorf: Uropoden-Exopodit 5/6 so lang wie Telson).

Bei der folgenden Dichotomie trennte sich *P. conspersum* von den übrigen Arten ab. Eine Autapomorfie von *P. conspersum* ist der Fortsatz am männlichen Ischium VII. Die Schwestergruppe ist gekennzeichnet durch

4. Verkürzung des männlichen Pleopoden-Exopoditen I. Dieser ist höchstens so lang wie breit (plesiomorf: Exopodit I doppelt so lang wie breit). Diese Lesrichtung ergibt sich, wenn man die griechischen *Nagurus*-Arten als Außengruppe zugrundelegt (siehe Schmalfuss 1994). Bei einer gegenteiligen Lesrichtung müßte bei der hier vorgelegten Interpretation eine konvergente Verlängerung des Exopoditen bei *P. collicola* und *P. conspersum* postuliert werden.

Die nächste Dichotomie ergibt ein Schwestergruppenverhältnis von *P. recurvatum* und den übrigen behandelten Arten. Als Autapomorfie von *P. recurvatum* wird die spezifische gazellenhornförmige Ausprägung des männlichen Pleopoden-Endopoditen I betrachtet. Der andere Ast wird durch folgendes abgeleitetes Merkmal begründet:

5. Distalteil des Telson mit parallelen oder divergierenden Seiten (plesiomorf: Telson mit konvergierenden Seiten).

Bei der folgenden Aufzweigung spaltet sich *P. kerkinianum* n. sp. ab. Für diese Art können noch keine autapomorfen Merkmale angegeben werden. Die Schwestergruppe zeichnet sich aus durch ein

6. Vollständig entwickeltes Einrollungsvermögen (plesiomorf: Tiere nicht zu einer geschlossenen Kugel einrollbar).

Dieses Einrollungsvermögen wird ermöglicht durch steilere Epimeren und effektiviert durch folgende abgeleitete Merkmale, die als synapomorf für die Gruppe betrachtet werden:

7. Innenseiten der Pleon-Epimeren V parallel oder konvergierend (plesiomorf: Innenseiten der Pleon-Epimeren V zumindest leicht divergierend);

8. Uropoden-Exopodite das Telson in situ höchstens um ein Viertel ihrer Länge überragend (plesiomorf: Uropoden-Exopodite das Telson in situ um mindestens die Hälfte ihrer Länge überragend).

Zu dieser Gruppe gehören die restlichen hier in die Betrachtung einbezogenen Arten, *P. pieperi*, *P. euboicum*, *P. sfenthourakisi* n. sp., *P. frontacutum* n. sp. und *P. fiumanum*. Für die drei letzteren kann als gemeinsames abgeleitetes Merkmal gelten:

9. Hinterecken der Pereion-Epimeren VII rechtwinklig (plesiomorf: spitzwinklig). Gleichzeitig ist der Hinterrand dieser Epimeren S-förmig gebogen und lateral im rechten Winkel zur Körperlängsachse ausgerichtet.

Diese Merkmalsausprägung ist eine Anpassung an die eusphärische Einrollung, ebenso wie eine Verschmälerung der Seitenränder der übrigen Epimeren, insbesondere des IV. Epimers. Die drei Arten tendieren zu dieser eusphärischen Einrollung, während *P. pieperi* und *P. euboicum* eine pseudosphärische Einrollung aufweisen mit seitlich abgespreizten Epimeren, die die Zitronenform ergeben. Für die letzteren beiden Arten läßt sich keine Synapomorfie aufzeigen, so daß wir zur Zeit diese Gruppe als Dreiergruppe mit Fragezeichen betrachten müssen.

Bei der hier vorgelegten Interpretation der phylogenetischen Beziehungen wurden die Arten *P. graecorum*, *P. balkanicum* und *P. productum* nicht berücksichtigt, da mir von ihnen kein oder nur ungenügendes Material vorlag.

Die dargestellten phylogentischen Verhältnisse müssen als Hypothese gesehen werden, die an einer Reihe von Punkten nicht als abgesichert gelten kann. Weitere detaillierte Untersuchungen zwingen möglicherweise zu Abänderungen. In der hier vertretenen Form stellt sie jedoch eine plausible Interpretation dar, die keine Widersprüche enthält und auch mit den biogeografischen Verhältnissen in Einklang zu bringen ist.

Bezüglich der morfologischen Strategien zeigt die Gattung eine Evolutionsreihe vom Renner-Typ über den Klammerer-Typ und den pseudosphärischen Kugler bis zum tendenziellen eusphärischen Kugler. Interessant ist, daß die auf dem nördlichen Balkan weitverbreiteten und über weite Strecken sympatrischen Arten einen Renner (*P. collicola*), einen Klammerer (*P. recurvatum*) und einen Kugler (*P. fiumanum*) darstellen. Während die Renner auch auf dem Süd-Balkan nur durch eine Art vertreten werden, spalten sich die Klammerer und Kugler in eine Reihe von morfologisch abgewandelte, kleinräumig verbreitete Arten auf. Dies könnte durch eine im Süden zunehmende Diversität des Prädatorengefüges bedingt sein.

5. Dank

Frau Dr. M. Flasarova (Teplice, CZ) danke ich für Literaturhinweise und die Lokalisierung zahlreicher osteuropäischer Fundorte. Herrn F. Bretzendorfer (SMNS), Dr. S. Golovatch (Moskau), Prof. Dr. W. Kühnelt † (Wien), Dr. W. Schawaller (SMNS) und Dr. S. Sfenthourakis (Athen) gebührt Dank für die Überlassung von Aufsammlungen der behandelten Gattung. Dr. H. Dalens (Toulouse) und Dr. J. Gruber (Wien) danke ich für die Ausleihe von *Porcellium*-Material.

6. Abkürzungen

MNHNP	=	Musée National d'Histoire Naturelle Paris,
NMW	=	Naturhistorisches Museum Wien,
SMNS	=	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (+ Nummer der Isopoden-Kollektion),
ZMUA	=	Zoological Museum of the University of Athens.

7. Literatur

Allspach, A. & Szlavecz, K. (1990): The terrestrial isopod fauna of the Bátorliget Nature Reserves. – The Bátorliget Nature Reserves – after forty years, pp. 251–257; Budapest.

Buturović, A. (1960): O nekim vrstama kopnenih izopoda Srbije (Sur quelques espèces d'isopodes terrestres de la Serbie). – Glasn. Prir. Muz. Beograd **15 B**: 93–112; Belgrad.

Černy, W. (1939): Über zwei neue Arten der Gattung *Porcellium* (Dahl) (Isopoda) aus Böhmen. – Vest. čsl. zool. Spol. **6–7**: 110–119; Prag.

Dahl, F. (1916): Die Asseln oder Isopoden Deutschlands. – 90 pp.; Jena.

Dominiak, B. (1970): Badania nad równonogami (Isopoda terrestria) Polski (Studien über die Landasseln Polens). – Fragmenta faun. **15**: 401–472; Warschau.

Flasar, I. & Flasarova, M. (1989): Ergänzungen zur Monographie „The soil fauna of the Little Carpathians" (Mollusca et Isopoda). – Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden **17**: 1–18; Dresden.

Flasarova, M. (1958): K poznáni moravskoslezských Oniscoidei (Zur Erkennung der mährisch-schlesischen Oniscoideen). – Acta Musei Silesiae **7**: 100–130; Opava.

– (1986): Isopoda (Asellota, Oniscoidea) of the Little Carpathians. – *In*: Nosek, J. (ed.): The soil fauna of the Little Carpathians, pp. 183–216; Bratislava.

– (1988): Zur Kenntnis der Isopoden Mittelböhmens. – Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden **15**: 119–130; Dresden.

– (1990): Stejnonnožni (Isopoda) severozápadních Čech. Autoreferát Disertační Práce, pp. 1–28; Teplice.

– (1991): Kartierung der Isopoden in Nordwestböhmen (Czechoslovakia). – Proc. 4th ECE(XIII: SIEEC, Gödöllö **1991**: 708–714; Budapest.

– (1993): *Porcellium collicola* (Verhoeff, 1907) in Deutschland. – Abh. Ber. NaturkMus. Görlitz **67**: 7–8; Görlitz.

Flasarova, M. & Flasar, I. (1979): Zpráva o výzkumu edafonu (Mollusca, Isopoda) na území velkolomu Chabařovice-Jih 1, Přírodovědecky výzkum, pp. 179–224; Teplice.

Frankenberger, Z. (1940 a): Několik poznámek o čerkých Isopodech 1. – Věda přir. **20**: 28; Prag.

– (1940 b): Symbolae ad cognitionem specierum balcanicarum generis *Porcellium* Dahl. – Sb. ent. Odd. nár. Mus. Praze **18**: 137–143; Prag.

– (1940 c): Oniscoidea Slovakiae. – Sb. ent. Odd. nár. Mus. Praze **18**: 60–69; Prag.

– (1942): Poznámky o českých Isopodech. III: – Věda přir. **21**: 85–88, 119–121; Prag.

– (1944): Oniscoidea z Čech a Moravy. – Vest. král. české Spol. Náuk **1944**: 1–28; Prag.

– (1959): Oniscoidea. – Fauna ČSR, Svazek **14**, pp. 1–212; Prag.

Gere, G. (1959): Beobachtungen über die Entwicklung des *Protracheoniscus amoenus* im Freiland. – Opusc. zool. Bpest **3**: 29–36; Budapest.

– (1962): Nahrungsverbrauch der Diplopoden und Isopoden in Freilanduntersuchungen. – Acta zool. Acad. Sci. hung. **8**: 385–415; Budapest.

Gulička, J. (1960): Vplyv kolísania vodného režimu na pôdnu makrofaunu Svätojurského súru (Diplopoda, Chilopoda, Isopoda) [Der Einfluss der Wasserstandsschwankung auf die Bodenmakrofauna des St. Georger Moores (Diplopoda, Chilopoda, Isopoda)]. – Acta Fac. rerum. nat. Univ. comen. (Zool.) **4**: 437–486; Bratislava.

Gruner, H.-E. (1966): Krebstiere oder Crustacea. V. Isopoda. – Tierwelt Dtl. **53** (2. Lief.): 151–380; Jena.

Ilosvay, G. (1985): A Zirci arborétum Isopoda, Diplopoda és Chilopoda faunájáról (Über die Isopoda-, Diplopoda- und Chilopoda-Fauna des Zircer Arboretums). – A Bakony természettudományi kutatásának eredményei **16**: 43–50; Veszpren.

Karaman, M. (1966): Kopnezi izopodi (Isopoda terrestria) Jugolsavije. – Zborn. fil. Fak. Priština 3: 371–404; Priština.

Kesselyak, A. (1936): Bars vármegye szárazföldi ászkarákjai (Die Landasselfauna des Komitates Bars). – Allattani Közlemenyek **33**: 142–148; Budapest.

– (1937): A Köszegy hegység szárazföldi áskarák-faunaja (Die Landasselfauna des Köszeger Gebirges). – Köszegi Mus. Közlem. **1**: 89–96; Köszeg.

KRUMPAL, M. (1975): Príspevok k poznaniu Oniscoidei okolia Sniny [Ein Beitrag zur Kenntnis der Oniscoidea aus der Umgebung von Snina (Slowakei)]. – Acta rerum. nat. Mus. natl. slov. **21**: 133–142; Bratislava.

RADU, V. G. (1985): Crustacea, Ordinul Isopoda, Subordinul Oniscoidea, Crinochaeta. – Fauna Republ. social. Romania **4**: 1–158; Bukarest.

SCHMALFUSS, H. (1979): Revidierte Check-list der Landisopoden Griechenlands. – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Serie A) **331**: 1–42; Stuttgart.

– (1984): Eco-morphological strategies in terrestrial Isopods. – Symp. zool. Soc. Lond. **53**: 49–63; London.

– (1986 a): Die Landisopoden (Oniscidea) Griechenlands. 5. Beitrag: Gattung *Porcellium* (Trachelipidae). – Boll. Mus. civ. Storia nat. Verona **11**: 191–204; Verona.

– (1986 b): Die Landisopoden (Oniscidea) Griechenlands. 7. Beitrag. Gattung *Porcellium*, Nachtrag (Trachelipidae). – Bol. Mus. civ. Storia nat. Verona **12**: 203–207; Verona.

SFENTHOURAKIS, S. (1992): Altitudinal effect on species richness of Oniscidea on three mountains in Greece. – Global Ecol. Biogeogr. Letters **2**: 157–164; Oxford.

STROUHAL, H. (1929): Über einige mitteleuropäische Landisopoden. – Zool. Anz. **80**: 205–214; Leipzig.

– (1939): Landasseln aus Balkanhöhlen, gesammelt von Prof. Dr. K. ABSOLON. 8. Mitteilung: Bulgarien und Altserbien. – Mitt. königl. naturwiss. Inst. Sofia **12**: 193–205; Sofia.

– (1940): Über Land-Isopoden der Slowakei. II. Mittelslowakei. – Zool. Anz. **129**: 207–213; Leipzig.

– (1942): Vorläufige Mitteilung über die von M. BEIER in Nordwestgriechenland gesammelten Asseln. – Zool. Anz. **138**: 145–162; Leipzig.

– (1951): Die österreichischen Landisopoden, ihre Herkunft und ihre Beziehungen zu den Nachbarländern. – Verh. zool.-bot. Ges. Wien **92**: 116–142; Wien.

– (1954): Zoologische Studien in West-Griechenland. IV. Teil. Isopoda terrestria, I: Ligiidae, Trichoniscidae, Oniscidae, Porcellionidae, Squamiferidae. – Sber. öst. Akad. Wiss. (math.-nat. Kl., Abt. 1) **163**: 559–601; Wien.

STROUHAL, H. & FRANZ, H. (1954): Isopoda. – *In*: FRANZ, H. (Hrsg.): Die Nordostalpen im Spiegel ihrer Landtierwelt, Vol. **1**: 559–578; Innsbruck.

SZEKELYHIDI, E. & LOKSA, I. (1979): Oniscoideen-, Diplopoden- und Chilopoden-Gemeinschaften im Untersuchungsgebiet „Sikfökut-Projekt" (Ungarn). – Opusc. zool. Bpest **16**: 151–174; Budapest.

SZLAVECZ, K. (1988): The isopod fauna of the Pilis Biosphere Reserve. I. Basaharc loess mine. – Opusc. zool. Bpest **23**: 189–195; Budapest.

– (1991): The terrestrial isopod fauna of the Hortobagy National Park. – Misc. zool. hung. **6**: 61–66; Budapest.

– (1992): The role of terrestrial isopods in the decomposition of aquatic macrophyte detritus of Lake Balaton, Hungary. – Opusc. zool. Bpest **25**: 103–112; Budapest.

SZLAVECZ, K. & LOKSA, I. (1991): Diversity of soil arthropods in the Bátorliget Nature Reserve, Hungary. – Proc. 4th ECE/XIII. SIEEC, Gödöllö **1991**: 801–807; Budapest.

TOMESCU, N., SCHNEIDER, E. & WEISS, I. (1979): Untersuchungen über die Arthropodenfauna xerothermer Standorte im südsiebenbürgischen Hügelland. IX. Die Isopoden eines Südhanges im Hügelland. Südsiebenbürgens. – Studii Com. Muz. Brukenthal, St. nat., **23**: 275–286; Sibiu.

VANDEL, A. (1965): Les isopodes terrestres et cavernicoles de la Bulgarie. – Annls Spéléol. **20**: 243–270; Paris.

– (1967): Les isopodes terrestres et cavernicoles de la Bulgarie (seconde partie). – Annls Spéléol. **22**: 333–365; Paris.

VERHOEFF, K. (1907): Über Isopoden, 10. Aufsatz: Zur Kenntnis der Porcellioniden (Körnerasseln). – Sber. Ges. naturf. Fr. Berlin **8**: 229–281; Berlin.

– (1919): Zur Kenntnis der Gattungen *Porcellium* und *Armadillidium* in Deutschland. – Arch. Naturgesch. **83 A**: 1–37; Berlin.

– (1928): Über alpenländische und italienische Isopoden. – Zool. Jahrb. (Abt. Syst.) **56**: 93–172; Jena.

– (1933): Zur Systematik, Geographie und Ökologie der Isopoda terrestria Italiens und über einige Balkan-Isopoden. – Zool. Jahrb. (Abt. Syst.) **65**: 1–64; Jena.
– (1936): Ueber Isopoden der Balkanhalbinsel, gesammelt von Herrn Dr. I. Buresch. III. Teil. – Mitt. königl. naturwiss. Inst. Sofia **9**: 1–27; Sofia.
Wächtler, W. (1937): 2. Ordnung Isopoda (Asseln). – Tierwelt Mitteleuropas **2**: 225–317; Leipzig.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Helmut Schmalfuss, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QH
5
S932
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 544	43 S.	Stuttgart, 30. 9. 1996

The Terrestrial Isopod Genus *Armadillo* in Western Asia (Oniscidea: Armadillidae), with Descriptions of Five New Species

SMITHSONIAN
NOV 12 1997
LIBRARIES

By Helmut Schmalfuss, Stuttgart

With 81 figures

Summary

A diagnostic definition of the genus *Armadillo* is presented; it is shown to be restricted to the Mediterranean region and adjacent desert areas, and nomenclatural problems are discussed. Some observations on the systematic situation of the family Armadillidae are added. The seven species of *Armadillo* known from western Asia (*A. albomarginatus, A. alievi, A. erythroleucus, A. officinalis, A. platypleon, A. troglophilus, A. tuberculatus*) are revised, the diagnostic characters are figured, and new records are reported. Five new species from Israel, Palestine and Syria are described and figured: *A. albus* **n. sp.**, *A. carmelensis* **n. sp.**, *A. jordanius* **n. sp.**, *A. kinzelbachi* **n. sp.** and *A. sordidus* **n. sp.**

Zusammenfassung

Die Gattung *Armadillo* wird diagnostisch definiert; ihre Verbreitung ist auf das Mittelmeergebiet und angrenzende Wüsten-Regionen beschränkt. Nomenklatorische Probleme werden diskutiert. Einige Beobachtungen zur systematischen Situation der Familie Armadillidae werden angeführt. Die sieben aus West-Asien bekannten *Armadillo*-Arten (*A. albomarginatus, A. alievi, A. erythroleucus, A. officinalis, A. platypleon, A. troglophilus, A. tuberculatus*) werden revidiert, die diagnostischen Merkmale abgebildet, und Neufunde mitgeteilt. Fünf neue Arten aus Israel, Palästina und Syrien werden beschrieben und abgebildet: *A. albus* **n. sp.**, *A. carmelensis* **n. sp.**, *A. jordanius* **n. sp.**, *A. kinzelbachi* **n. sp.** und *A. sordidus* **n. sp.**

Contents

1. Introduction 2
2. Abbreviations 2
3. Acknowledgments 2
4. The genus *Armadillo* Latreille, 1802 3
5. *Armadillo* species from western Asia 3
   5.1. *Armadillo officinalis* Dumeril, 1816 4

5.2. *Armadillo albomarginatus* Dollfus, 1892 14
5.3. *Armadillo albus* **n. sp.** 14
5.4. *Armadillo alievi* Schmalfuss, 1990 20
5.5. *Armadillo carmelensis* **n. sp.** 22
5.6. *Armadillo erythroleucus* Budde-Lund, 1904 23
5.7. *Armadillo jordanius* **n. sp.** 23
5.8. *Armadillo kinzelbachi* **n. sp.** 28
5.9. *Armadillo platypleon* Schmalfuss, 1986 28
5.10. *Armadillo sordidus* **n. sp.** 30
5.11. *Armadillo troglophilus* Vandel, 1955 37
5.12. *Armadillo tuberculatus* Vogl, 1876 38
6. References 42

1. Introduction

Until now 7 species of the terrestrial isopod genus *Armadillo* have been recorded from the eastern Mediterranean region (see summary). The examination of large collections from the Near East revealed another five undescribed species, whose descriptions are given in the present paper, together with a revision of the species already known from the investigated region. The great similarity of these Near East species suggests that speciation processes have taken place rather recently, perhaps evoked by climatic changes during the Pleistocene (e. g. desertification).

A still not quite satisfactory definition of the family Armadillidae is given in Schmalfuss & Ferrara (1983). Convincing evidence for its monophyly has still to be worked out (as for the majority of terrestrial isopod families). In addition to the family characteristics mentioned in the literature there is a further derived character that might be a synapomorphy of all members of the family: The basis of the genital papilla is covered by a caudal process of sternite VII. This process, which is present as a triangular structure in genera of other families (i. g. *Trachelipus, Porcellio, Armadillidium*) is bilobed in *Armadillo* (fig. 19), and it shows the same shape in the armadillid genera *Venezillo, Spherillo* and *Cubaris*. In any case the present knowledge allows the assumption of a monophyletic origin of the Armadillidae which took place on the Gondwana continent. The family is present in South America, South Africa, the Oriental region, Australia and in the Mediterranean region.

The mediterranean *Armadillo* could have reached its present distribution area by spreading from the Oriental region along the shores of the former Tethys. Today it is separated from its oriental relatives by a gap formed by the steppe and desert countries of central Asia.

2. Abbreviations

MNHNP	=	Musée National d'Histoire Naturelle Paris;
NHML	=	The Natural History Museum London;
SMNS	=	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (with isopod collection numbers);
ZMB	=	Zoologisches Museum der Humboldt-Universität Berlin;
ZSM	=	Zoologische Staatssammlung München;
sp.	=	specimens.

3. Acknowledgments

I wish to thank Prof. Dr. R. Kinzelbach and co-workers (Darmstadt), Dr. W. Schawaller (SMNS), Dr. J. Popov (Moscow), Dr. P. Tschorsnig (SMNS), Dr. R. Grimm (Tübingen), Dr. A. Rachinsky (Tübingen), D. Liebegott (Frankfurt/M.), Dr. V. Haas (Munich) and Dr. W. Rähle

(Tübingen) for having provided material of the species treated in the present paper, Dr. H. Dalens (Toulouse), Prof. Dr. H.-E. Gruner (ZMB), M. Lowe (NHML) and Dr. L. Tiefenbacher (ZSM) for the loan of specimens, and Prof. Dr. M. Warburg (Haifa) for help and guidance during field investigations in Israel. S. Leidenroth (SMNS) operated the scanning electron microscope and produced the photographs. Field work of the author in Israel was financially supported by the Israel Institute of Technology, Haifa.

4. The genus *Armadillo* Latreille, 1802

Type-species: *Armadillo officinalis* Duméril, 1816.

The question of the validity of the genus name *Armadillo* Latreille, 1802, and thus also of the family name Armadillidae, is not yet settled. *Armadillo* Latreille, 1802 is a junior homonym of the diplopod *Armadillo* Cuvier, 1792. The item is discussed by Lehtinen & Holthuis (1995). Since the genus name *Armadillo* has now been used exclusively and consistently more than 150 years for the isopod genus I shall keep to this usage until the question is decided by the International Commission on Zoological Nomenclature.

Generic diagnose:

1. Animals able of endo-antennal conglobation.
2. Schisma on pereion-epimara I in frontal direction continued as a ventral groove (figs. 1–3).
3. Pereion-epimera II folding backwards on the interior side, the fold frontally closed (fig. 3).
4. Telson hour-glass-shaped, with an incision at about the level of the position of the uropod-exopodites (fig. 5).
5. Propodus of pereiopods IV and V dorsally in both sexes with a ledge of scales ("plectrum") used for stridulation (figs. 12–13) (Caruso & Costa 1976).

While the characters I – IV are shared by other genera of the family Armadillidae character V has as yet only been recorded in the Mediterranean species of *Armadillo* s. str. and has to be seen as a synapomorphy defining this genus.

The genus *Armadillo* as defined above is distributed throughout the Mediterranean region and western Asia, reaching the western shore of the Caspian Sea to the east. In addition to the 12 species treated in the present paper four more are known from the central and western Mediterranean region: *A. hirsutus* C. L. Koch, 1856 from southern Spain, *A. mayeti* Simon, 1885 from Tunisia, *A. montanus* Budde-Lund, 1904 from Libya and *A. sodalis* Budde-Lund, 1885 from Egypt. The species "*Armadillo*" *ausseli* Dollfus, 1893 from the Canary Islands does not have the diagnostic stridulation structures (character V) and probably belongs to *Venezillo* as the other Canarian Armadillidae, with American origin.

5. *Armadillo* species from western Asia

The most important diagnostic characters in the treated group of species are the shape and proportions of the telson in both sexes, and the structure of the male pereiopod VII and pleopod-exopodite I. The species *A. albus* and *A. tuberculatus* have heavily tuberculated tergites, while in the other species the tergal parts are smooth. Coloration can be diagnostic, but varies a great deal individually and should be used for identification only in connexion with morphological characters. The structure of

the margins of epimera I and II is very similar in all but the two tuberculated species and the cavernicolous *A. troglophilus*; a slight intraspecific variation overlaps with the interspecific differences, rendering these characters unsuitable for diagnostic purposes. In the two tuberculated species the marginal groove on epimeron I is not visible in a strictly lateral view indicating that the groove is facing in a more ventral direction. The legs can be relatively short and stout as in *A. albomarginatus* to relatively long and slender as in *A. troglophilus*. The male pereiopod VII varies diagnostically concerning the width of the basipodite and concerning relative length and the length-width ratio of merus and carpus: additionally in the tuberculated species and in *A. troglophilus* the setal brush on the carpus is lacking (see under *A. tuberculatus*). The male pleopod-exopodite I has a species-specific shape, concerning length and angle of the medio-caudal process. The endopodite I and the remaining pleopods are very similar in all species. The shape of the uropod-protopodite is correlated with the shape of the telson. The tiny uropod-exopodite is not terminal but positioned at the inner margin of the protopodite where this is fitting into the "waist" of the hourglass shaped telson. The position of this "waist" dividing the telson in two parts is species-specific, determining also the length-width ratio of the telson.

The species *Armadillo officinalis* is treated first and in more detail, the following species are arranged in alphabetical order.

5.1. *Armadillo officinalis* Dumeril, 1816 (figs. 1–22)

Budde-Lund 1885: 17 (summarizing records from previous publications) – Crimea, Turkey, Syria (at that time including the Lebanon, Israel and Jordan).

Dollfus 1892: 2 (incl. "var. *Syriaca*") – W-Syria: Banias; Palestine: Jerusalem, Nazareth, Hebron.

Dollfus 1894: 1 (incl. "var. *Syriaca*") – Lebanon: Beyrouth; Israel: Jaffa (= Tel Aviv); Jordan: "Dsherash".

Dollfus 1905: 163 – Cyprus: Larnaka.

Verhoeff 1917: 172 – Israel: Rehovot.

? Omer-Cooper 1923: 95 (*Cubaris o.*) – Iraq: Amara and near Baghdad; because of biogeographic and ecological reasons these records are questionable and could well refer to a different species.

Richardson Searle 1926: 204 (*Cubaris o.*) – SW-Syria: surroundings of "Damas" (= Dimas); Lebanon: "Bcherré" (= Bcharre) in the Lebanon Mts.; Beit-Meri E Beyrouth.

Arcangeli 1938: 29 – W-Turkey: "Smirne" = Izmir.

Verhoeff 1941: 250 – Turkey: Bosporus, Burdur, Mersin, Bürücek.

Verhoeff 1943: 22 – Turkey: Bosporus, "Smyrna" = Izmir, "Nicäa", Gaziantep, Mardin.

Verhoeff 1949: 46 – S-Turkey: Adana, Kesan, Hatay, Yakacik, Armutlu, Amasya.

Frankenberger 1950: 10 – S-Turkey: "Suluhan (Taurus oriental)".

Vandel 1955: 517 – Lebanon: records from 10 localities.

Strouhal 1957: 311, Abb. 13–17 – Israel: "Aqua Bella", Jerusalem.

Vandel 1965: 827 – Cyprus: Pafos.

Verhoeff & Strouhal 1967: 497, figs. 22–23 (incl. subsp. *syriacus*) – S-Turkey: Hatay, Gaziantep.

Strouhal 1968: 373, figs. 87–100 – Cyprus: 8 localities.

Pretzmann 1974: 451 (incl. "var. *syriacus*") – Israel: many localities in the northern part of the country.

Schmalfuss 1986: 14, figs. 24, 27, 29 (partim) – Syria: a number of localities in the western part of the country; the records from "64 km E Homs" (SMNS 11047), "Palmyre" (SMNS

11049, 11131, 11149, 11190), "NW Damaskus" (SMNS 11194) and "6 km N Salkhad" (SMNS 11077, 11118) do not belong to *A. officinalis* (see under *A. kinzelbachi* n. sp. and *A. sordidus* n. sp.).

WARBURG & COHEN 1992: 262 ff. (population dynamics).

WARBURG 1994: 47 ff. (reproduction).

Material examined

Ukraine: 2 ♀♀, Crimea, Kerch peninsula, village Yurkiho, leg. POPOV VI. 1985 (SMNS 13005).

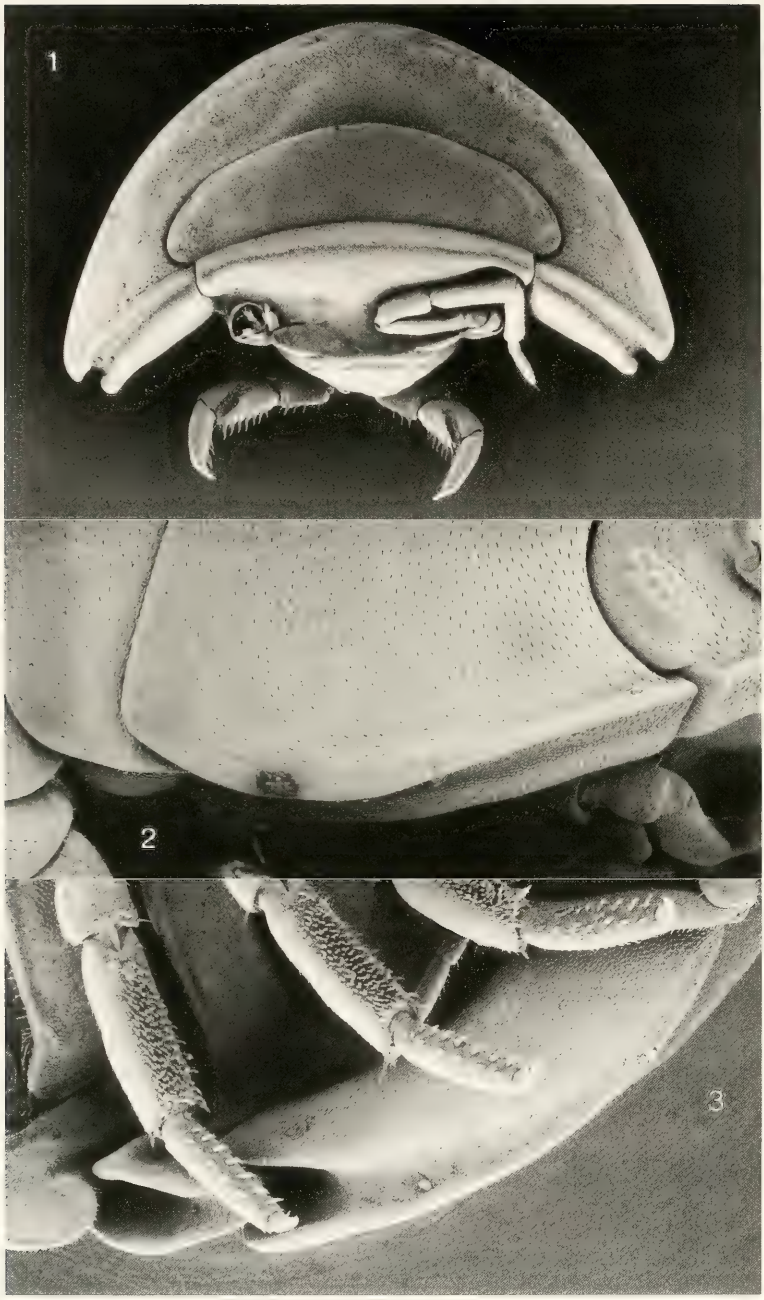
Turkey: 10 sp., Aegaean island Gökçe Ada, leg. LIEBEGOTT 14. V. 1988 and 12. VI. 1989 (SMNS 11388, 11271). – 5 sp., Aegaean island Bozca Ada, leg. LIEBEGOTT 23. V. 1988 (SMNS 11272). – 8 sp., Aegaean coast, 13 km N Truva (Troja), leg. NOBEL 6. VIII. 1978 (SMNS 11067). – 1 ♀, Aegaean coast, Izmir, Efes, leg. KINZELBACH et al. 5. III. 1977 (SMNS 11033). – 2 sp., SW, 7 km N Yeniköy, leg. RÄHLE 21. III. 1986 (SMNS 11217). – 1 ♀, 45 km SSW Antalya, leg. RÄHLE 2. X. 1986 (SMNS 11226). – 1 ♀, SW, Antalya, old harbour, leg. RÄHLE 22. III. 1986 (SMNS 11216). – 2 sp., SW, 70 km E Antalya, Side, leg. RÄHLE 23. III. 1986 (SMNS 11213). – 2 sp., SW, Alanya, leg. TSCHORSNIG 15. X. 1985 (SMNS 11210). – 6 sp., Taurus Mts. N Alanya, leg. TSCHORSNIG 13. X. 1985 (SMNS 11208). – 4 sp., S, 27 km NE Silifke, leg. KINZELBACH et al. 9. III. 1977 (SMNS 11034). – 12 sp., S, Antakya, Mt. Habib Neccar, leg. KINZELBACH et al. 18. IX. 1982 (SMNS 11188). – 1 ♀, S, 15 km S Iskenderun, leg. KINZELBACH et al. 16. IX. 1982 (SMNS 11199). – 14 sp., S, Eufrates river, Birecik, leg. KINZELBACH et al. 23. IX. 1982 (SMNS 11200). – 11 sp. S, SW Antakya, Samandag, leg. KINZELBACH et al. 19. III. 1979 (SMNS 11089).

Cyprus: 1 ♀, Larnaka, leg. HESSE 1896 (SMNS 11184). – 11 sp., Cyprus, Pafos, leg. GRIMM & RACHINSKY 5. XII. 1988 (SMNS 11300). – 5 sp., 7 km SW Polis, leg. GRIMM & RACHINSKY 11. XII. 1988 (SMNS 11302). – 3 sp., Episkopi Game Reserve, leg. DEELEMAN 12. XII. 1985 (SMNS 11227).

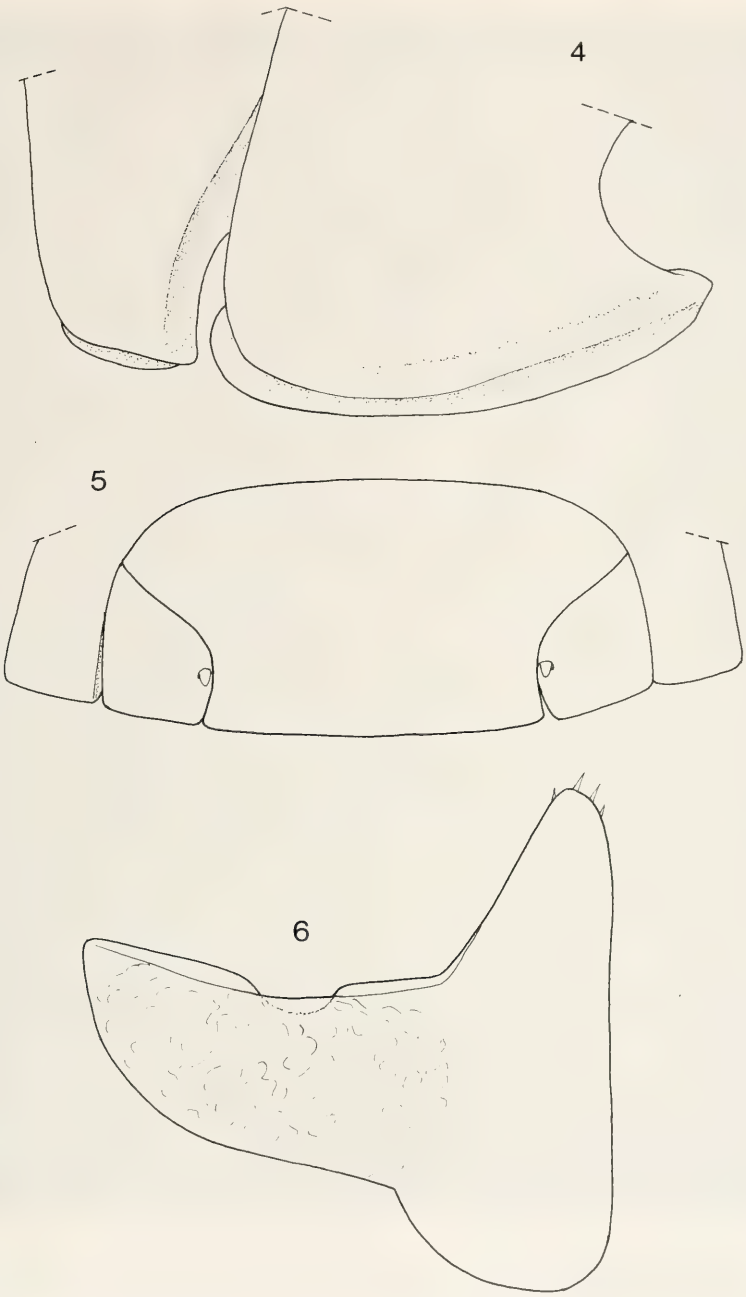
Syria: 3 sp., NW, Homs, Krak de Chevaliers, leg. SCHEUERN 11. III. 1977 (SMNS 11050). – 18 sp., NW, Lake of Homs, Qattine, leg. KINZELBACH et al. III. 1977 (11048). – 1 ♂, NW, W Ghab Valley, Apamea, leg. KINZELBACH et al. 23. III. 1979 (SMNS 11088). – 6 sp., NW, between Jisr ech-Choghur and Aleppo, leg. KINZELBACH et al. 20. III. 1979 (SMNS 11101). – 3 sp., NW, western slope of Jebel Ansari, leg. KINZELBACH et al. 21. III. 1979 (SMNS 11115). – 1 ♀, NW, Ghab Valley, Masiyat, leg. KINZELBACH et al. 30. III. 1979 (SMNS 11099). – 25 sp., NW, W Banias, Marqab Castle, leg. KINZELBACH et al. 7. III. 1979 (SMNS 11110). – 1 ♂, NW, N Tartus, Nahr al-Hussein, leg. KINZELBACH et al. 7. III. 1979 (SMNS 11117). – 2 sp., NW, 16 km N Tartus, Nahr Marqiya, leg. KINZELBACH et al. 6. III. 1980 (SMNS 11176). – 3 sp., NW, Orontes river between Ain Krayem and Ain Taqa, leg. KINZELBACH et al. 25. III. 1980 (SMNS 11152). – 5 sp., NW, E Tartus, spring in *Quercus* bush, leg. KINZELBACH et al. 23. III. 1980 (SMNS 11154). – 107 sp., NW, Latakia, leg. KINZELBACH et al. 4. III. 1979 and 8. XI. 1981 (SMNS 11114, 11119, 11201). – 4 sp., NW, Nahr al-Kabir between Latakia and Tartus, leg. KINZELBACH et al. 6. III. 1979 (SMNS 11116). – 3 sp., SW, 15 km E Bosra, leg. KINZELBACH et al. 6. IV. 1979 (SMNS 11072).

Jordan: 36 sp., Ajlun, Djerash (=Jarash), ruins, leg. KINZELBACH et al. 13. III. 1977 (SMNS 11058).

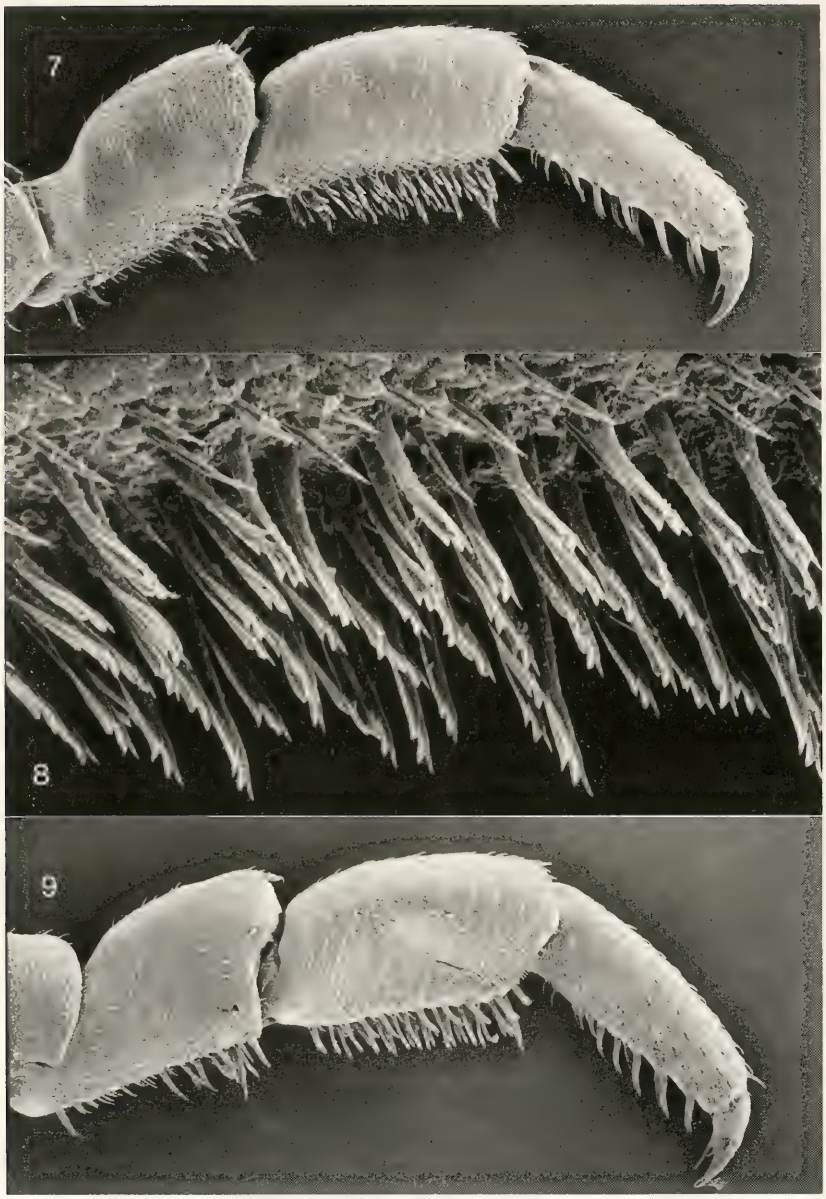
Israel: 20 sp., Jerusalem, leg. MÜLLER 1883 (SMNS 11078). – 2 ♀♀, Jerusalem, leg. Dr. SCHÜTZ 1870 (SMNS 11078). – 5 sp., Jerusalem, Kidron Valley, leg. KINZELBACH et al. 16. V. 1981 (SMNS 11170). – 16 sp., Jaffa (= Tel Aviv), leg. SIMON 1879 (SMNS 11096). – 11 sp., SW Jerusalem, Matta, 600 m, leg. SCHAWALLER & SCHMALFUSS 19. II. 1987 (SMNS 11428). – 13 sp., Gilboa Mts., SE Nurit, 400 m, leg. SCHAWALLER & SCHMALFUSS 10. II. 1987 (SMNS 11431). – 8 sp., N Qiryat Gat, S Tirosh, 150 m, leg. SCHAWALLER & SCHMALFUSS 12. II. 1987 (SMNS 11430). – 3 sp., E Qiryat Gat, SW Bet Guvrin, 250 m, leg. SCHAWALLER & SCHMALFUSS 12. II. 1987 (SMNS 11429). – 11 sp., Haifa, beach, leg. SCHAWALLER & SCHMALFUSS 11. II. 1987 (SMNS 11426). – 12 sp., Lower Galil, 3 km W Segev, pine forest, 200 m, leg. SCHAWALLER & SCHMALFUSS 9. II. 1987 (SMNS 11425). – 9 sp., Lower Galil, W Yodefat, 300 m, leg. SCHAWALLER & SCHMALFUSS 9. II. 1987 (SMNS 11120). – 9 sp., Lower Galil, SE Haifa, Allonim, oak wood, 200 m, leg. SCHAWALLER & SCHMALFUSS 7. II. 1987 (SMNS 11424).



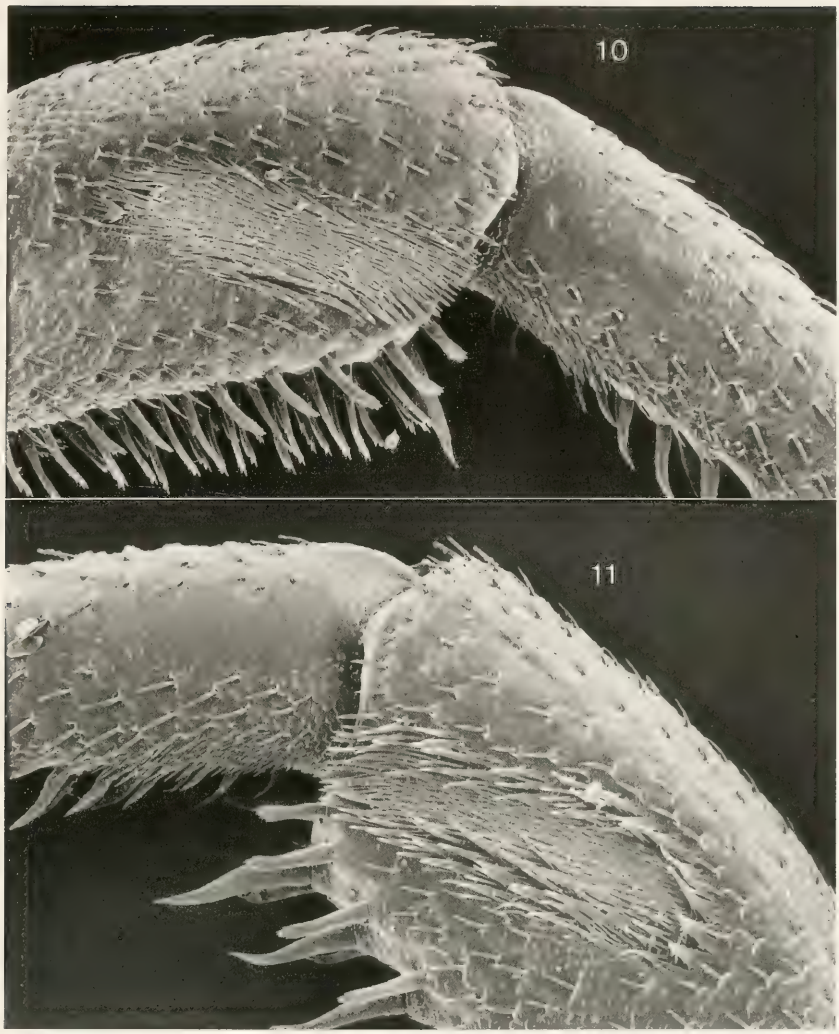
Figs. 1–3. *Armadillo officinalis*. – 1. ♀, 15 mm long, head and pereionite I in frontal view Israel, Haifa, SMNS 11426); – 2. ♂, 14 mm long, lateral view of pereion-epimeron I (specimen from Greece); – 3. ♂,13 mm long, ventral view on pereion-epimera I und II, and on carpus and propodus of first three walking legs (Israel, Lower Galil, SMNS 11120).



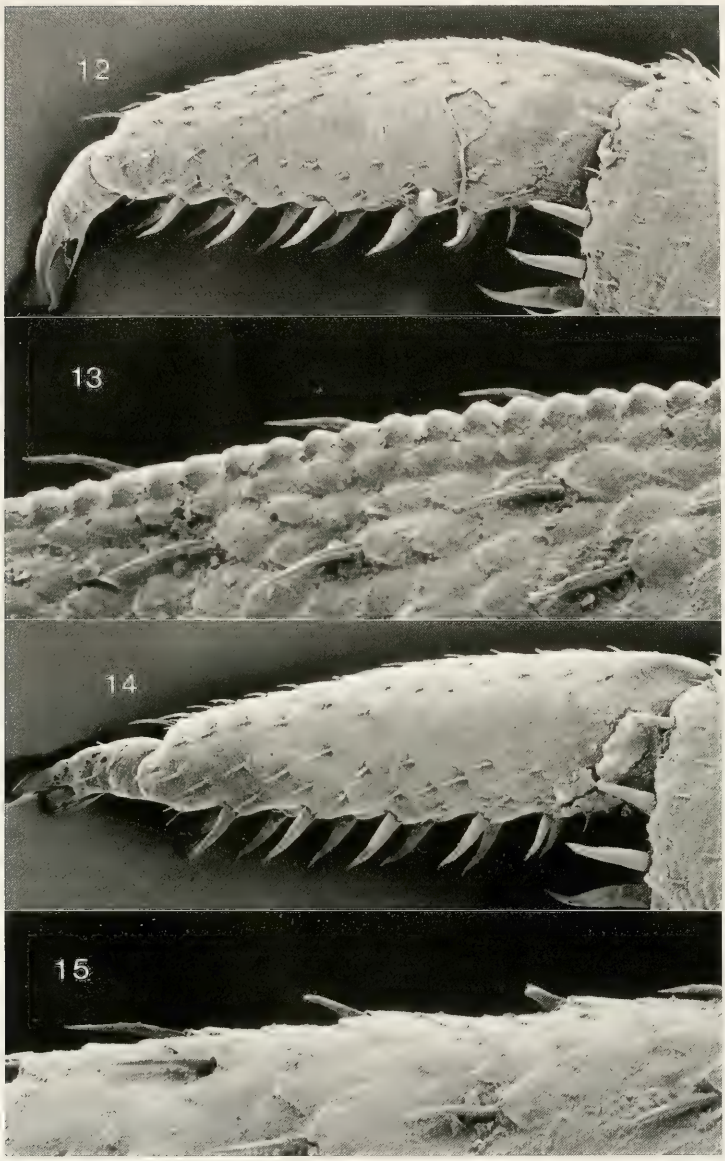
Figs. 4–6. *Armadillo officinalis*. – 4. ♀, 15 mm long, lateral view on pereion-epimera I and II (Israel, Lower Galil, SMNS 11120); – 5. Same specimen, telson and uropods; – 6. ♂, 15 mm long, pleopod-exopotide I (Israel, Haifa, SMNS 11426).



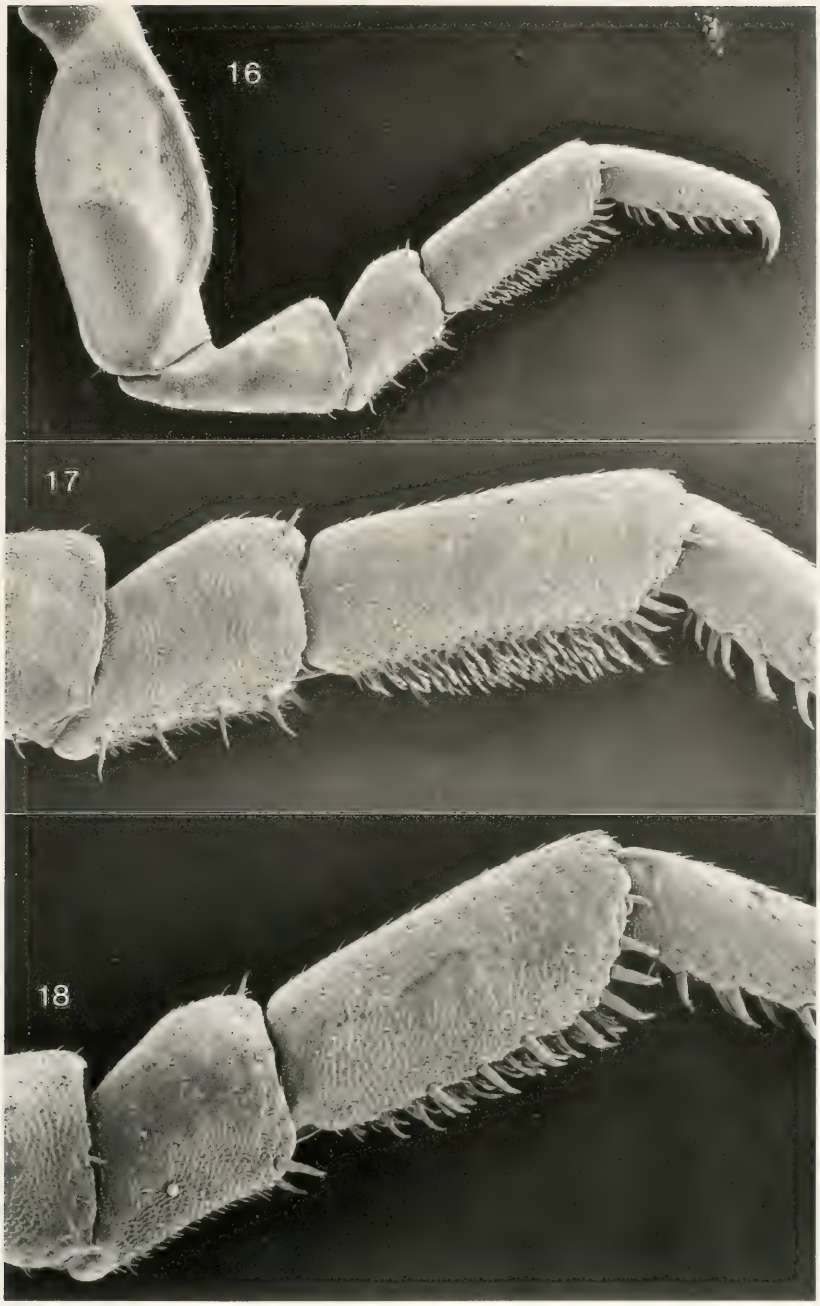
Figs. 7–9. *Armadillo officinalis*, ♂, 14 mm long (Israel, Lower Galil, SMNS 11120). – 7. Merus, carpus and propodus of pereiopod I, caudal side; – 8. Ventral carpus-brush with multi-pointed spines; – 9. As fig. 7, but frontal side.



Figs. 10–11. *Armadillo officinalis* (Israel SMNS 11120), grooming structures for cleaning of antenna on frontal side of carpus I and propodus I; – 10. ♂, 14 mm long; – 11. ♀, 14 mm long.



Figs. 12–15. *Armadillo officinalis*, ♀, 14 mm long (Greece). – 12.-13. Propodus V with stridulatory scale ledge; – 14.-15. Propodus VI, no scale ledge present.



Figs. 16–18. *Armadillo officinalis*, ♂, 14 mm long (Israel, SMNS 11120), pereiopod VII. – Figs. 16 and 17 caudal side, fig. 18 frontal side.

Fig. 19. *Armadillo officinalis*, ♂, 13 mm long (Israel, SMNS 11120), ventral view of pleon, pereiopods VII removed.

Distribution

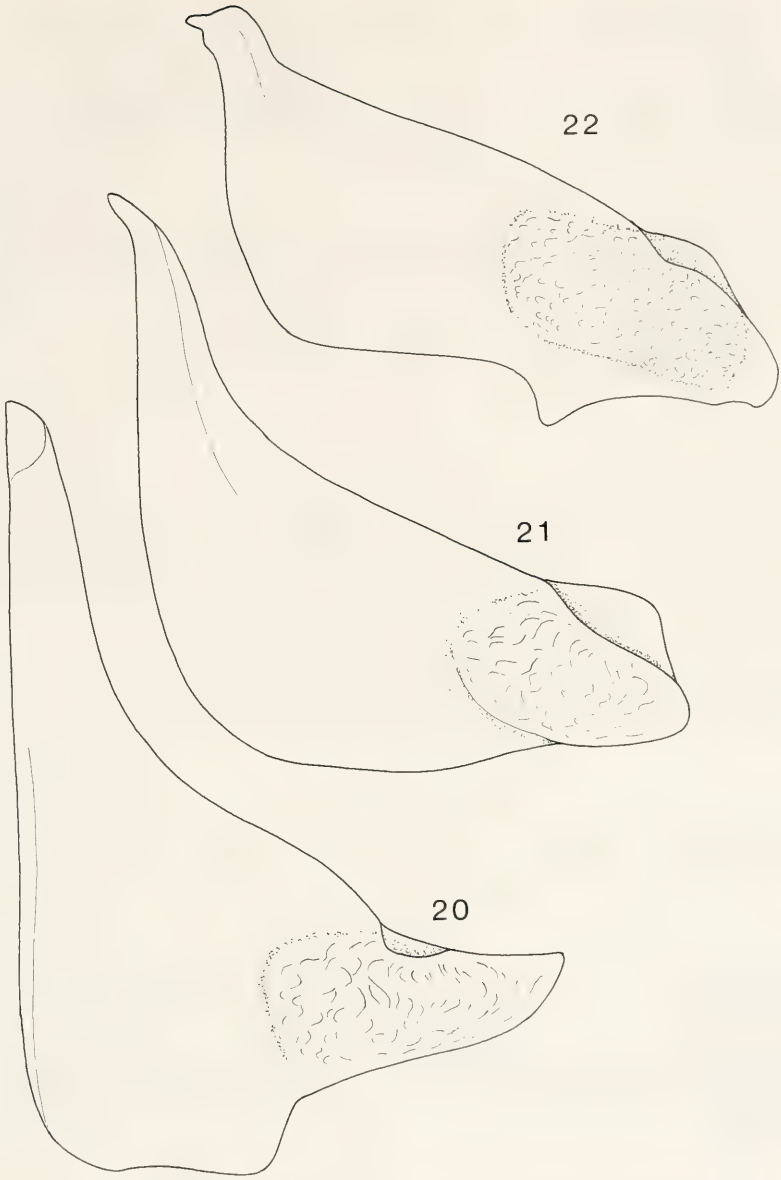
A circum-mediterranean species, populating the coastal belt that is characterized by the mediterranean type vegetation (maquis, olive tree). Also known from the Crimea and the Bulgarian coast of the Black Sea (Andreev 1972; 3 sp., Sozopol, leg. Haas 15. VIII. 1971, SMNS 6232) as well as from the Bosporus. The records from Iraq (Amara and Baghdad, Omer-Cooper 1923) are questioned.

Diagnostic characters

Coloration: Dark grey; many specimens from Israel have more or less conspicuous whitish spots on the epimera, described as "var. *syriaca*" by Dollfus (1892).

Maximum dimensions: 20 x 9 mm (♀ with marsupium from northern Israel).

Tergites completely smooth. Head see fig. 1. Interlocking structures on pereiontergites I and II see figs. 2–4, inner lobe of epimeron I slightly surpassing outer lobe. Telson see fig. 5, length-width ratio about 1 : 2, terminal part shorter than basal part. All 7 male pereiopods with ventral brush of multipointed setae on carpus, carpus I with grooming structures see figs. 7–11. Propodus IV and V dorsally with stridulation ledge as all species of the genus, figs. 12–13 show the situation in propodus V, figs. 14–15 show propodus VI without stridulation scales. Male carpus VII nearly twice as long as merus VII (figs. 16–18), with dense ventral brush of spines. Male pleopod-exopodite I with long mediocaudal part (fig. 6), length-width ratio about 10:10. Exopodites II–IV see figs. 20–22. Uropods (fig. 5) comparatively short, according to short telson, tiny exopodite adjacent to narrowest part of telson.



Figs. 20–22. *Armadillo officinalis*, ♂, 14 mm (Israel, SMNS 11120), pleopod-exopodites II, III and IV.

5.2. *Armadillo albomarginatus* Dollfus, 1892 (figs. 23–28)

Syn.: *Armadillo wahrmani* Strouhal, 1957.

Dollfus 1892: 3 – surroundings of the Dead Sea: "Karyétein", "Route de Ouady-Hafaf à Aïn-Djeddy (Mer Morte)", "Souk-et Taemeh, près de Zoueirah (Mer Morte)".
Budde-Lund 1896: 43.
Budde-Lund 1904: 99, plate IX, fig. 21 (uropod).
Arcangeli 1933 b: 31.
Arcangeli 1957 b: 181.
Strouhal 1957: 308, figs. 6–12 (*A. wahrmani*) – Israel, Negev: "Sahl et-Hawa", "Wadi nördl. von Ras Umm Jurfan", "Wadi Lussan".
Warburg 1968 a: 555 ff. (behavior).
Pretzmann 1974: 452 – Israel, Negev: 11 new localities; Egypt, Sinai: "Arayif en Naya".
Strouhal & Pretzmann 1975: 655, figs. 55–58.
Warburg 1992: 73 ff. (reproduction).
Warburg 1994: 48 ff. (reproduction).

Material examined

Israel: 5 sp., 45 km E Be'er Sheva, Arad, 500 m, leg. Schawaller & Schmalfuss 18. II. 1987 (SMNS 11436). – 17 sp., northern Negev, N Sede Boqer, 500 m, leg. Schawaller & Schmalfuss 12. II. 1987 (SMNS 11434). – 10 sp., northern Negev, valley S Sede Boquer, 500 m, leg. Schawaller & Schmalfuss 13. II. 1987 (11435). – 35 sp., northern Negev, Avdat, 600 m, leg. Schawaller & Schmalfuss 13. II. 1987 (SMNS 11433). – 6 sp., central Negev, 2 km N Mizpe Ramon, 700 m, leg. Schawaller & Schmalfuss 13. II. 1987 (SMNS 11437).
Jordan: 1 ♂, Ma'an 65 km NNW Aqaba, Desert Highway, leg. Kinzelbach et al. 18. III. 1977 (SMNS 11091). – 12 sp., Petra NW Ma'an, leg. Kinzelbach et al. 17. III. 1977 (SMNS 11060). – 1 ♀, Wadi Rum 50 km E Aqaba, leg. Lanza IV. 1975 (SMNS 11139).

Distribution

Desert biotopes in the Negev in southern Israel, the northeastern Sinai and in the southwestern part of Jordan.

Diagnostic characters

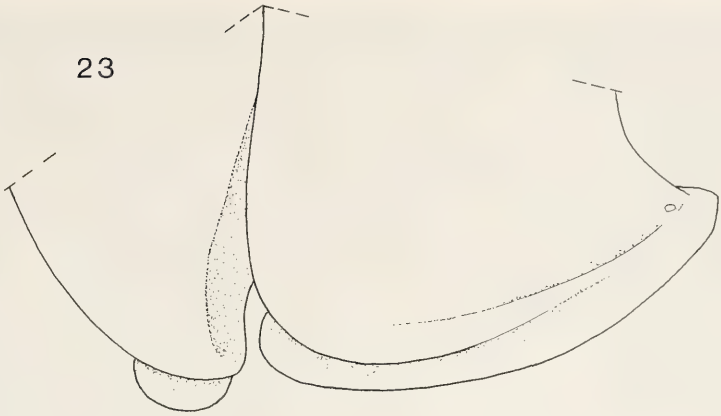
White, central parts of tergites with a varying degree of grey pigmentation; maximum size: ♀ with marsupium 11 x 5 mm, ♂ 10 x 4 mm. Pereion-epimera I and II see fig. 23. Male carpus VII very short and thickset in comparison to other species of the genus, length-width ratio 5 : 4 (figs. 26–28), equipped with a ring of strong spines also present in the female. These spine-rings obviously facilitate locomotion on sandy substrate. Male pleopod-exopodite I see fig. 25, telson and uropods see fig. 24.

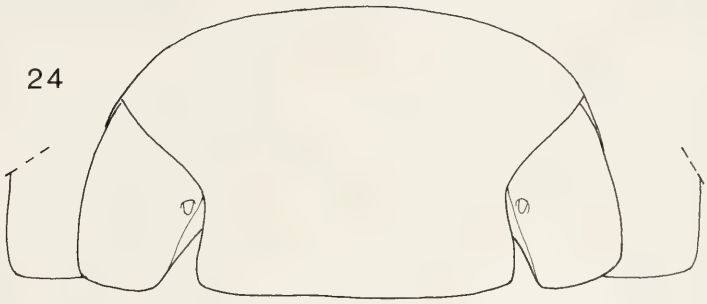
5.3. *Armadillo albus* **n. sp.** (figs. 29–37)

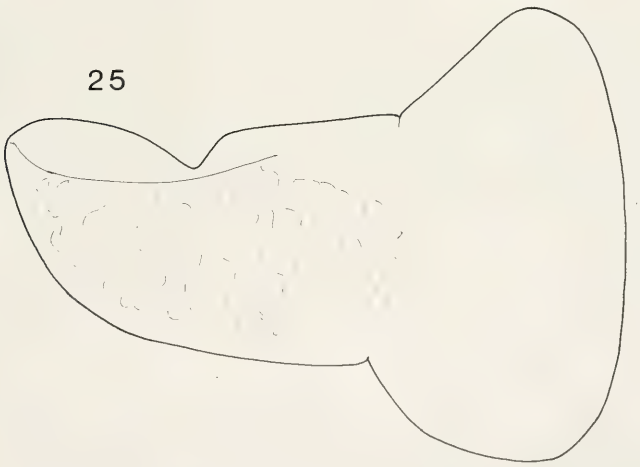
Holotype: ♂, 5.0 x 2.2 mm, Israel, Lower Galil, 15 km NW Nazareth, Ha Solelim, 200 m, open maquis vegetation, leg. Schawaller & Schmalfuss 7. II. 1987 (SMNS T388).
Paratypes: 1 ♀, same data as holotype (SMNS T 389). – 2 ♂♂, 1 ♀, Israel, Mt. Carmel, Hadar, leg. Warburg XI. 1960 (SMNS T390). – 1 ♀, Israel, 45 km E Be'er Sheva, SE Arad, 200 m, leg. Schawaller & Schmalfuss 18. II. 1987 (SMNS, SEM-preparation no. 87). – 1 ♂, Israel, foothills of the Judean Mts., Sedot Micha, leg. Warburg date? (SMNS T391). – 2 juv. ♂♂, 1 ♀, Israel, Alumot W southern tip of Sea of Galilee, leg. Warburg date? (SMNS T392).

Distribution

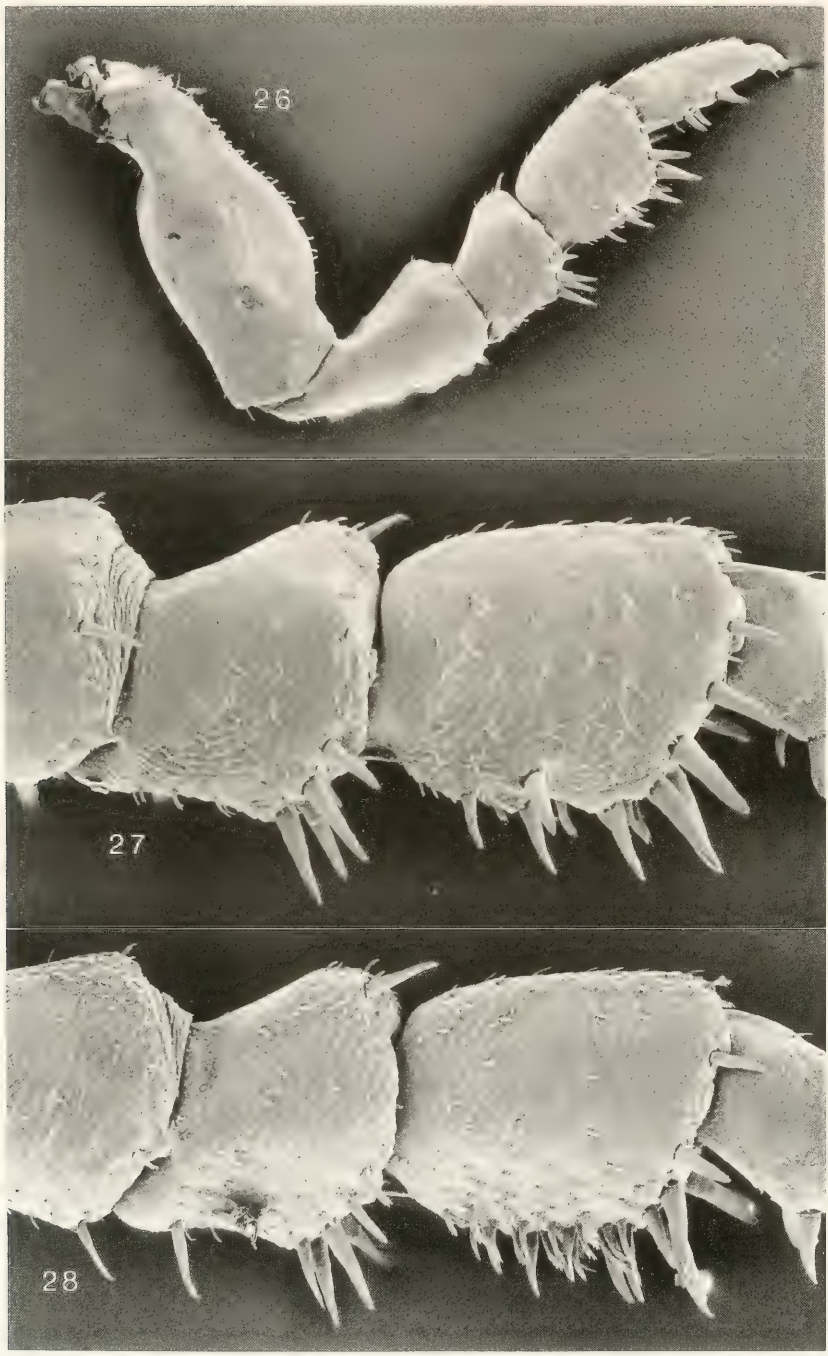
Mediterranean biotopes in northern Israel.



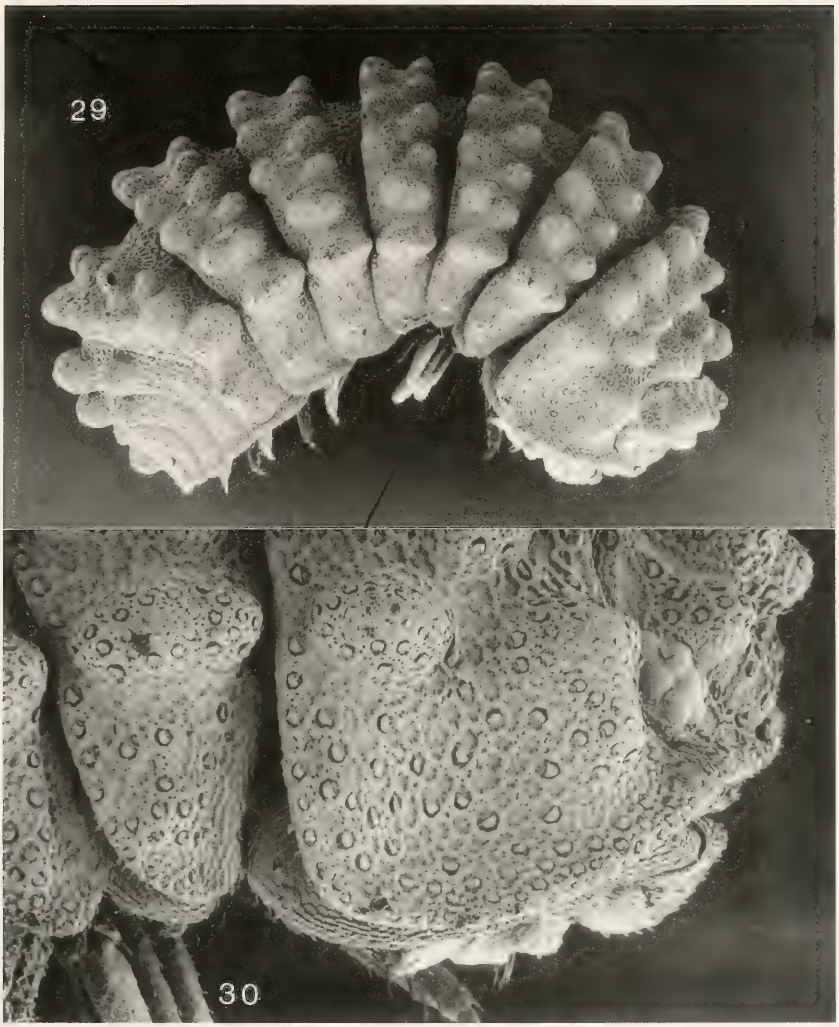




Figs. 23–25. *Armadillo albomarginatus*, ♂, 10 mm long (Negev, Avdat, SMNS 11433). – 23. Pereion-epimera I and II, lateral view; – 24. Telson and uropods; – 25. Pleopod-exopodite I.



Figs. 26–28. *Armadillo albomarginatus*, same ♂ as fig. 23, pereiopod VII. – Figs. 26 and 27 frontal view, fig. 28 caudal view.



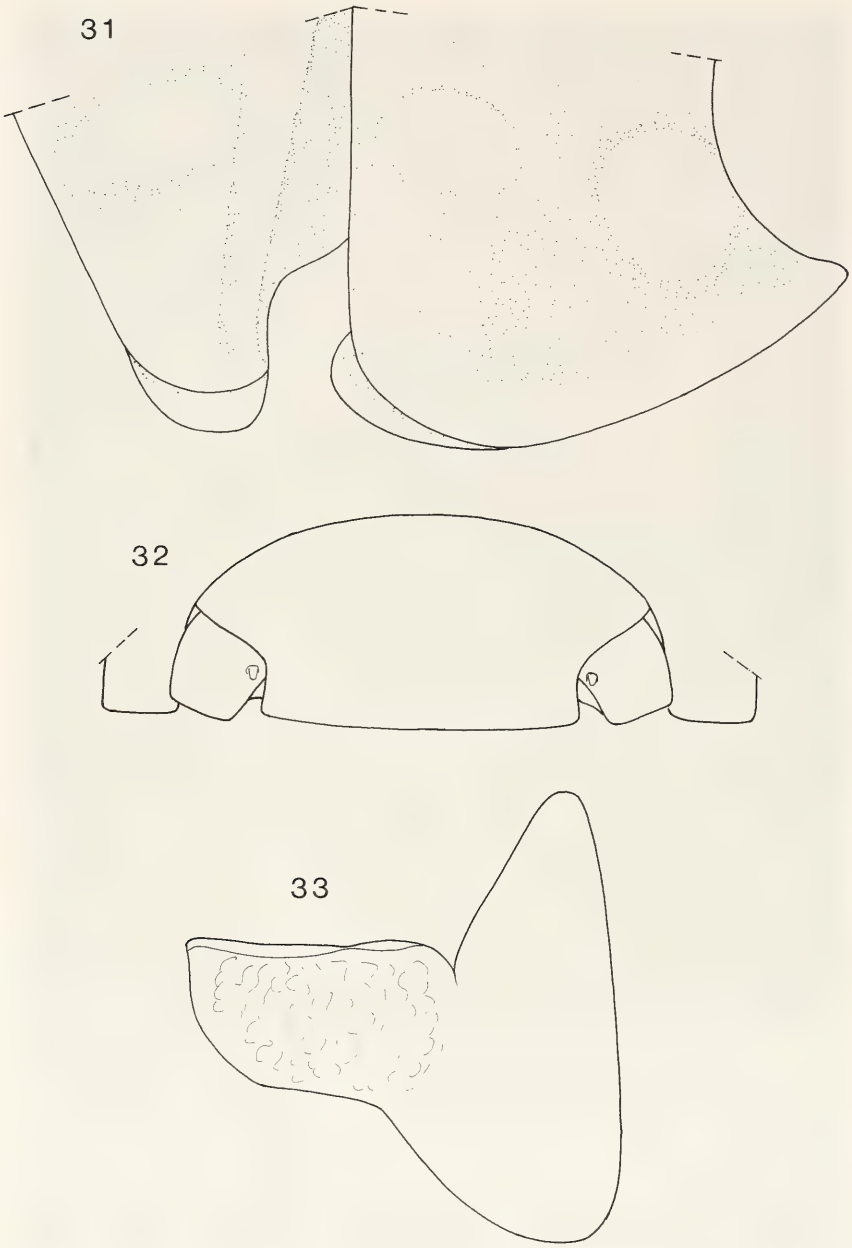
Figs. 29–30. *Armadillo albus* n. sp., paratype ♀, 5 mm long (Israel, 45 km E Be'er Sheva, SMNS, SEM-prep. no. 87). – 29. Lateral view of whole animal; – 30. Pereion-epimera I and II.

Diagnostic characters

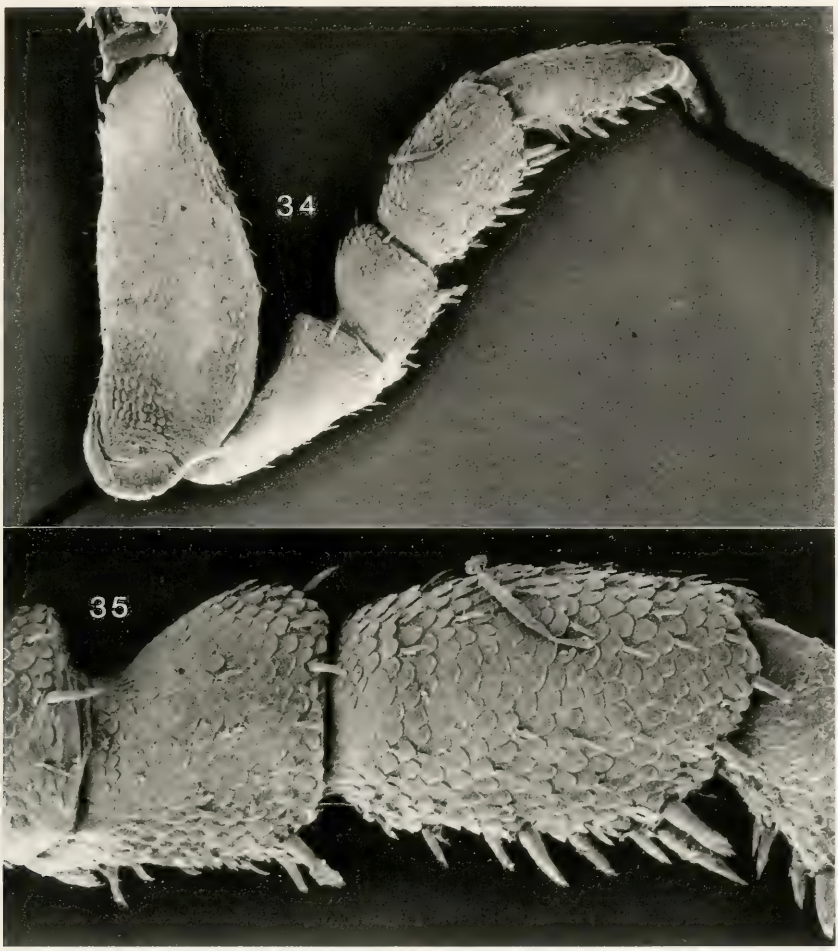
Coloration: Completely white, sometimes looking brownish or yellowish because of adhering soil particles.

Maximum dimensions: ♂ 6.0 x 2.7 mm, ♀ 6.5 x 3.2 mm.

Tergal tuberculation pattern (fig. 29) very similar to that in *A. tuberculatus*, pereion-tergites with two rows of tubercles, laterally three single tubercles on each tergite, the most lateral tubercle on epimeron can be very faint. Pleon-tergites III–IV with only four (six in *A. tuberculatus*). Pleon-tergite V and base of telson with two tubercles, which are practicly absent in the animals from the western region near Haifa, but very distinct in the specimens from the eastern localities. On the head 8



Figs. 31–33. *Armadillo albus* n. sp., holotype (Israel, 15 km NW Nazareth, SMNS T388). – 31. Pereion-epimera I and II, lateral view; – 32. Telson and uropods; – 33. Pleopod-exopodite I.

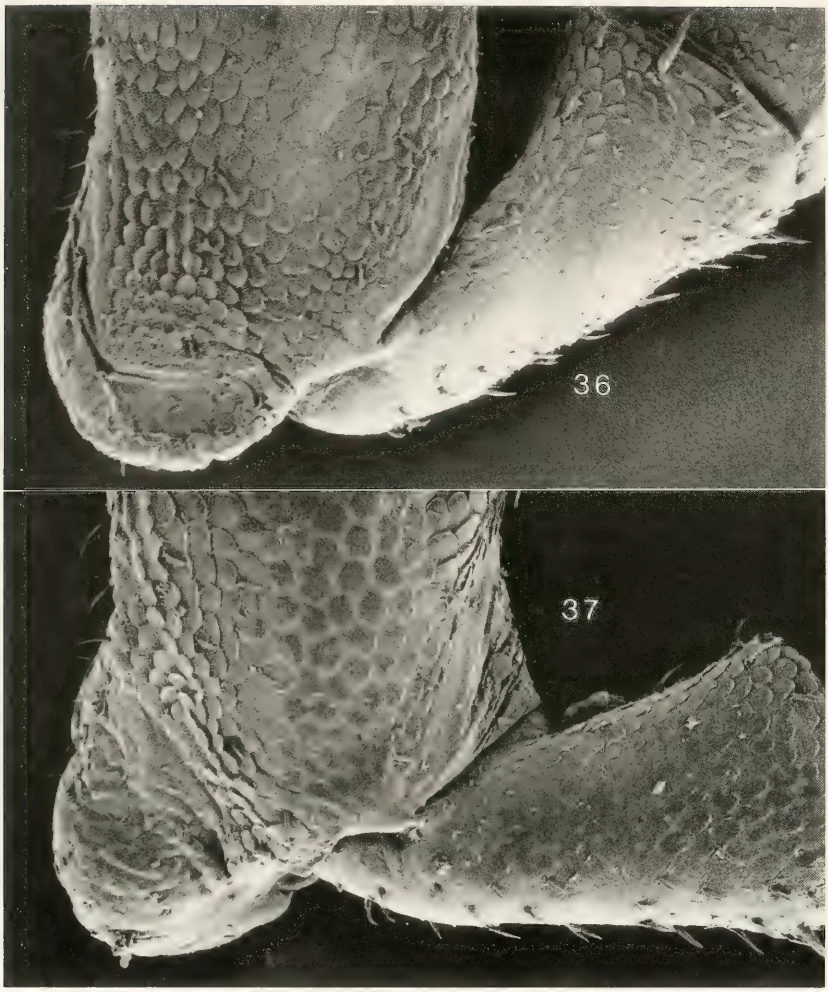


Figs. 34–35. *Armadillo albus* n. sp., paratype ♂, 6.0 x 2.7 mm (Israel, Mt. Carmel, SMNS T390), pereiopod VII.

large bulbous tubercles form a backwards inclined ridge at the hind-margin of the head.

Epimera of pereion-tergites I and II see figs. 30–31. Telson shorter than in all other species (fig. 32).

Male pereiopod VII (figs. 34–37) with conspicuous distal protuberance at basipodite, which is not yet developed in males of 1.6 mm width and only slightly so in males of 1.8 mm width. Male pleopod-exopodite I see fig. 33, uropod see fig. 32.



Figs. 36–37. *Armadillo albus* n. sp., same specimen as fig. 34, distal part of basipodite VII. – 36. Candal view; – 37. Frontal view.

5.4. *Armadillo alievi* Schmalfuss, 1990 (figs. 38–41)

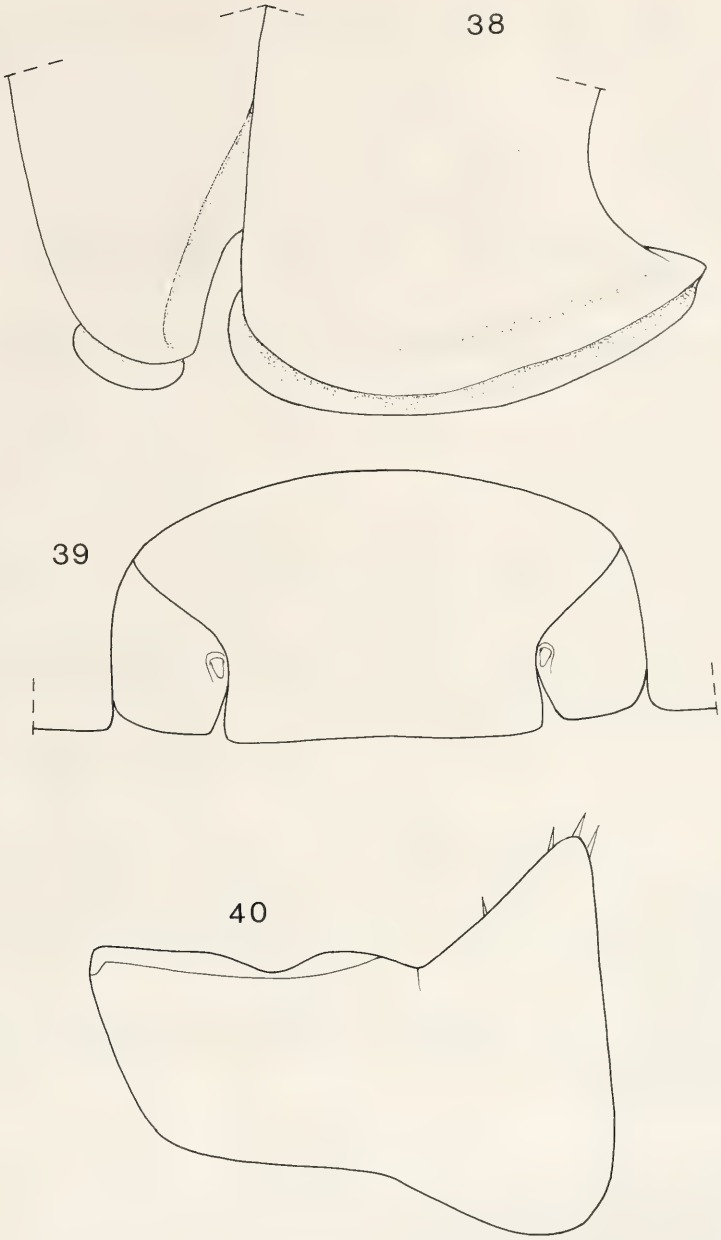
Schmalfuss 1990: 9, figs. 12–15 – Azerbaidjan, SW Baku.

Material examined

1 ♀ (8.5 mm long, paratype), Azerbaidjan, Kobustan semidesert SW Baku. leg. Aliev 18. IV. 1984 (SMNS T240, Schmalfuss 1990). – 1 ♂, 2 ♀♀, Azerbaidjan, NW Baku, Varafta Mts., W. Kilyazi, 250 m, leg. Schawaller 24. VI. 1996 (SMNS 11441).

Distribution

Known only from the surroundings of Baku in Azerbaidjan (exact localities and map see Schmalfuss 1990).



Figs. 38–40. *Armadillo alievi*. – 38. Paratype ♀, 8.5 mm long (Azerbaidjan, SW Baku, SMNS T240), pereion-epimera I and II in lateral view. – 39.–40. Holotype ♂, 6.0 mm long, redrawn after Schmalfuss 1990; – 39. Telson and uropods; – 40. Pleopod-exopodite I.

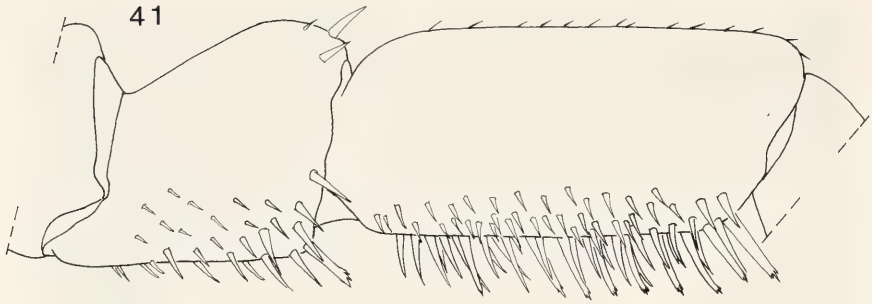


Fig. 41. *Armadillo alievi*, holotype ♂, pereiopod VII, merus and carpus (from Schmalfuss 1990).

Diagnostic characters

Tergites violet-grey and smooth. Body narrower than in *A. officinalis*, maximum size 8.5 x 3.8 mm; pereion-epimera I and II see fig. 38, male pereiopod VII with carpus shorter and thicker than in *A. officinalis* (figs. 41), male pleopod-exopodite I with mediocaudal lobe considerably shorter than in *A. officinalis*, length-width ratio 7 : 10 (fig. 40), telson and uropods see fig. 39.

5.5. *Armadillo carmelensis* **n. sp.** (figs. 42–46)

Holotype: ♂, 12.0 x 5.5 mm, Israel, SE Mt. Carmel, SW Elyaqim, 300 m, leg. Schawaller & Schmalfuss 11. II. 1987 (SMNS T375).

Paratypes: 3 ♀♀, same data as holotype (SMNS T376). – 1 ♂, 6 ♀♀, Israel, Lower Galil, 15 km NW Nazareth, Ha Solelim, 200 m, leg. Schawaller & Schmalfuss 7. II. 1987 (SMNS T377). – 1 ♂, 2 ♀♀, Israel, N Be'er Sheva, NW Lahav, 350 m, leg. Schawaller & Schmalfuss 12. II. 1987 (SMNS T378).

Distribution

Up to now known from the central part of Israel, where it was collected in biotopes with maquis vegetation.

Diagnostic characters

Coloration: Tergal parts dark brownish grey.

Maximum dimensions: ♀ 13.0 x 6.7 mm, ♂ 12.0 x 5.5 mm.

Inner lobe of schisma in epimeron I considerably surpassing outer lobe (fig. 42), more than in any other of the treated species. Terminal part of telson and uropod-protopodites longer than in the preceding species, uropod-exopodites twice as long as in the preceding species (fig. 43). Male carpus VII with spine brush, twice as long as merus VII (figs. 45–46). Male pleopod-exopodite I with well-developed triangular mediocaudal lobe with pointed apex (fig. 44).

5.6. *Armadillo erythroleucus* Budde-Lund, 1904 (fig. 47)

Budde-Lund 1904: 98 – Crimea.

Material examined

♀, type specimen (9 mm wide), "Tauria" = Crimea (NHML 1921.X.18.2469).

Distribution

Recorded only from the Crimea, north coast of the Black Sea.

Diagnostic characters

Coloration: The single specimen is whitish yellow and seems to be an albino.

Dimensions: The decapitated specimen is 9 mm wide, which corresponds to a length of about 17 mm.

Very similar to *A. officinalis*. Contrary to the description of Budde-Lund (1904) no differences towards the latter species could be found in the epistomal structure nor in the structure of the epimera I and II, compared with *officinalis*-♀♀ of the same size from the Crimea. The telson (fig. 47) has slightly different proportions, the apical part being longer than in *officinalis*-specimens from the Crimea.

Taxonomy

The type specimen of *Armadillo erythroleucus* could be an albinotic specimen of *A. officinalis* with a slightly aberrant telson. The validity of *A. erythroleucus* as a separate species can be ascertained only by future collections containing males which prove to be different from *A. officinalis*.

5.7. *Armadillo jordanius* **n. sp.** (figs. 48–53)

Holotype: ♂, 9.0 x 4.0 mm, Palestine, Jordan valley, Mehola, -150 m, leg. Schawaller & Schmalfuss 10. II. 1987 (SMNS T382).

Paratypes: 19 sp., same data as holotype (SMNS T383). – 3 sp., Palestine, Jordan valley, S Mehola, Wadi Malih, -150 m, leg. Schawaller & Schmalfuss 10. II. 1987 (SMNS T384). – 13 sp., Palestine, Jordan valley, N Argaman, -250 m, leg. Schawaller & Schmalfuss 10. II. 1987 (SMNS T385). – 7 sp., Jordan, 80 km E Amman, al-Azraq, leg. Scheuern 24. III. 1977 (SMNS T386).

Distribution

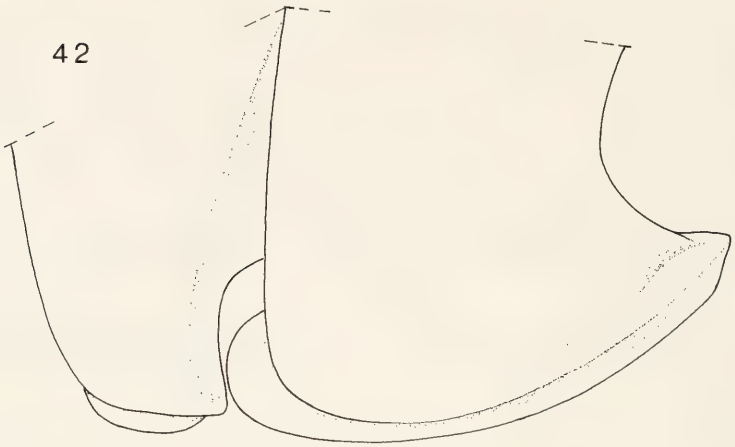
Known from arid biotopes in the Jordan valley and from the desert 120 km E of the Jordan valley. Thus the species can also be expected from the southwestern part of Syria and the northwestern part of Saudi Arabia.

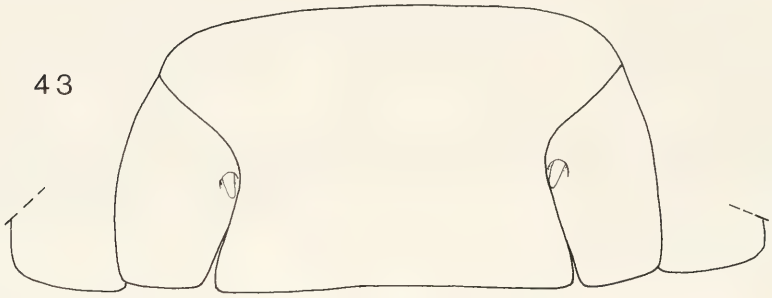
Diagnostic characters

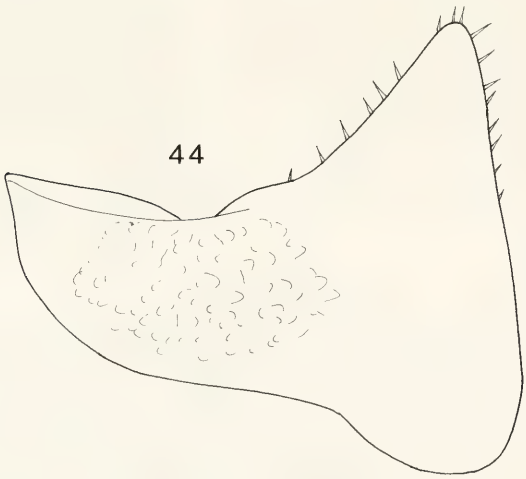
Coloration: Light grey-brown, gradually becoming whitish towards epimera.

Maximum dimensions: ♀ 10.0 x 4.7 mm, ♂ 9.0 x 4.0 mm.

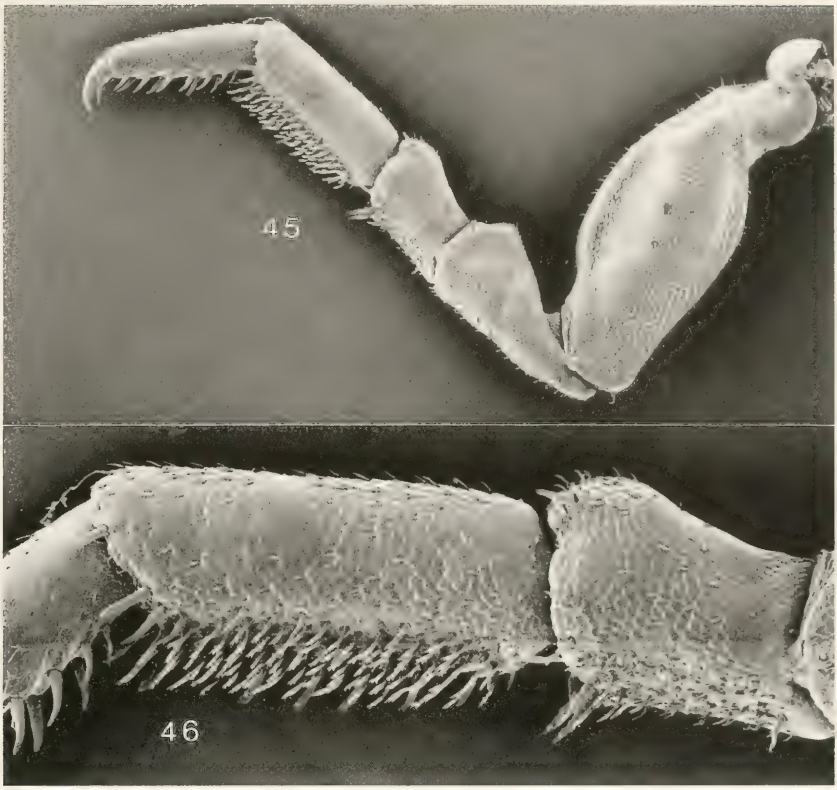
Coloration, size, epimera (fig. 48) and telson (fig. 49) similar to *A. albomarginatus*, male pereiopod VII (figs. 51–53) and pleopod-exopodite I (fig. 50) however with clearly different proportions.







Figs. 42–44. *Armadillo carmelensis* n. sp., holotype ♂, 12 mm long (Israel, SE Mt. Carmel, SMNS T375). – 42. Pereion-epimera I and II in lateral view; – 43. Telson and uropods; – 44. Pleopod-exopodite I.



Figs. 45–46. *Armadillo carmelensis* n. sp., holotype ♂, pereiopod VII.

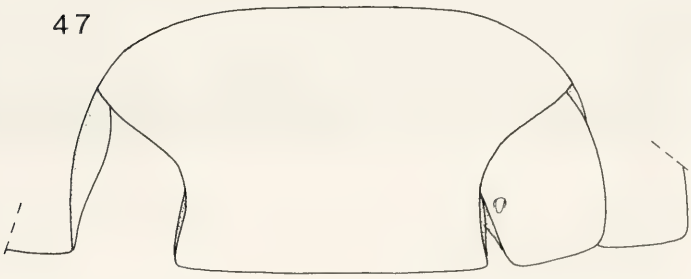
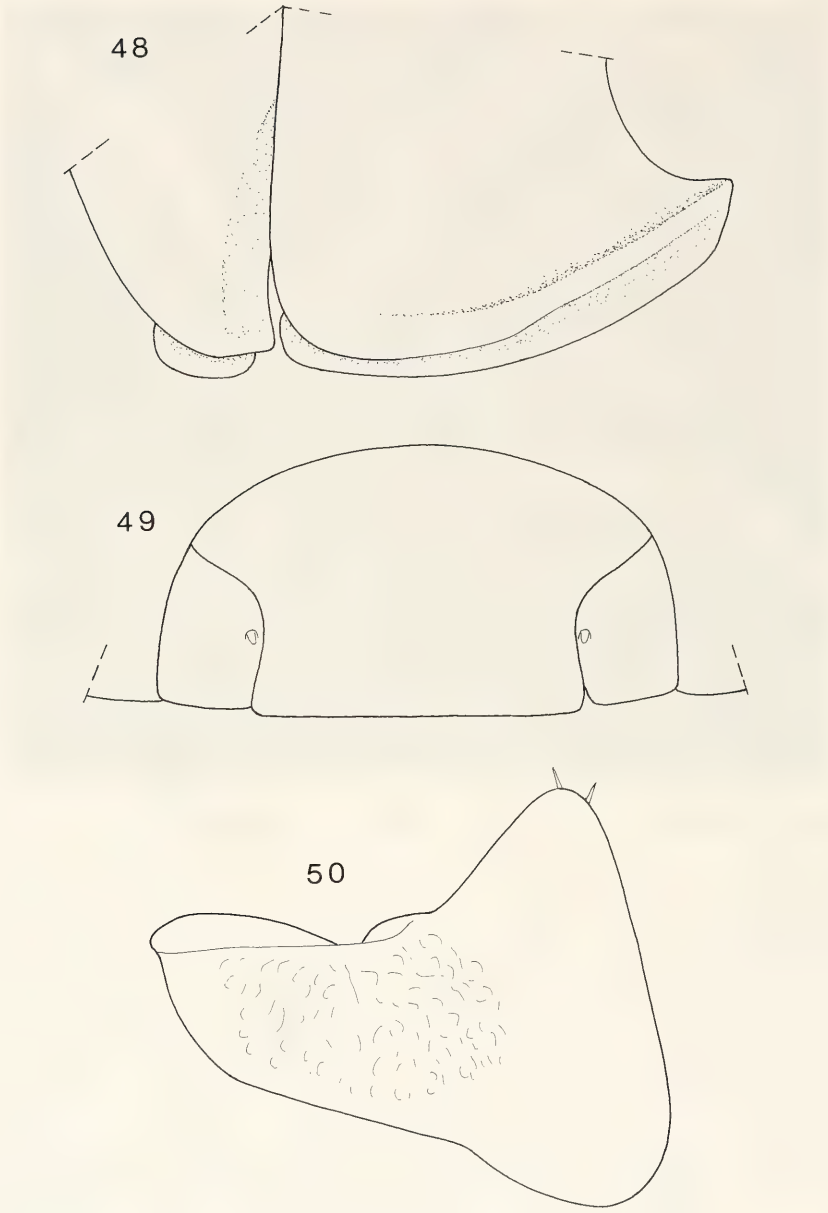
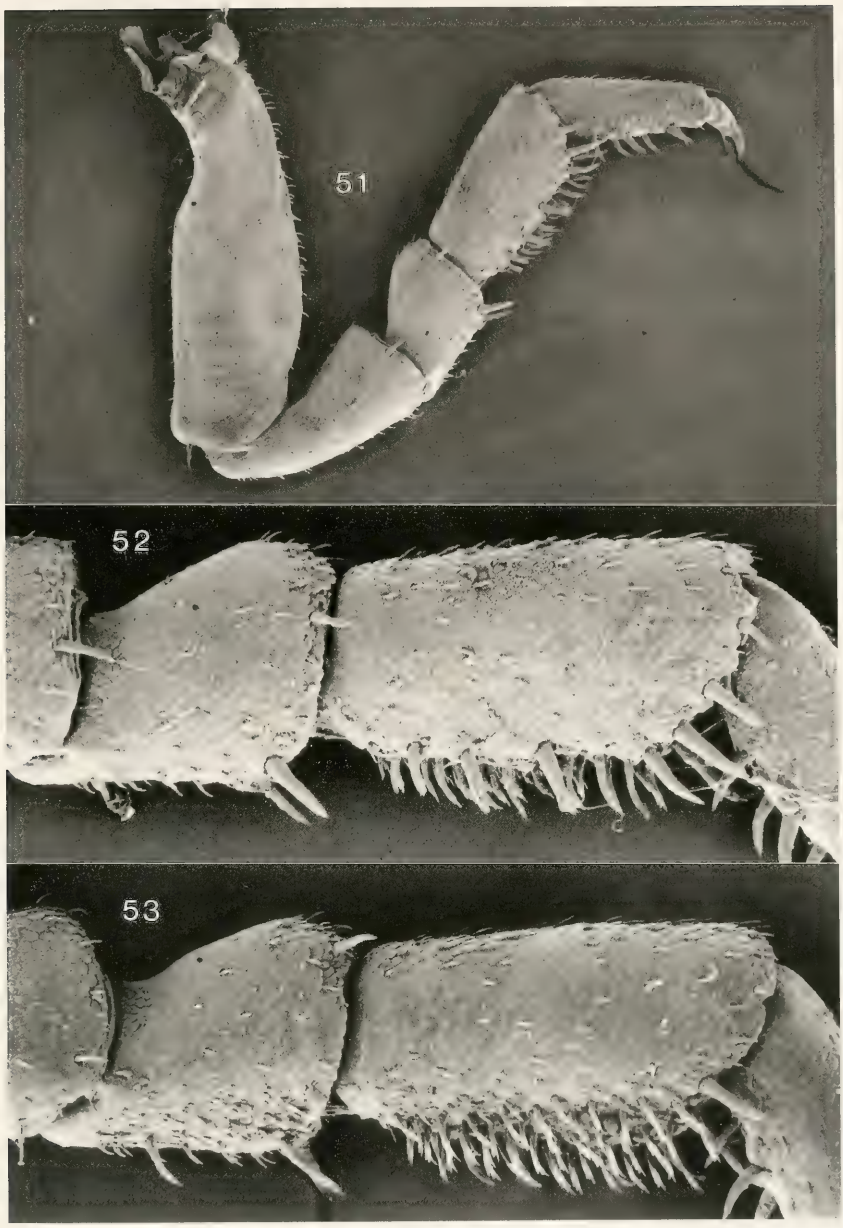


Fig. 47. *Armadillo erythroleucus*, type specimen, ♀, 9.0 mm wide (Crimea, NHML), telson and uropod.



Figs. 48–50. *Armadillo jordanius* n. sp., holotype ♂, 9.0 mm long (Palestine, Jordan valley, SMNS T382). – 48. Pereion-epimera I and II, lateral view; – 49. Telson and uropods; – 50. Pleopod-exopodite I.



Figs. 51–53. *Armadillo jordanius* n. sp., paratype ♂, 8.5 mm long (Palestine, Jordan valley, SMNS T383), pereiopod VII, frontal view (figs. 51–52) and caudal view (fig. 53).

5.8. *Armadillo kinzelbachi* **n. sp.** (figs. 54–57)

Holotype: ♂, 9.0 x 4.3 mm, central Syria, 64 km E Homs, leg. Kinzelbach et al. 12. III. 1977 (SMNS T379, Schmalfuss 1986 as *A. officinalis*, SMNS 11047).

Paratypes: 4 ♀♀, same data as holotype (SMNS T380, Schmalfuss 1986 as *A. officinalis*, SMNS 11047). – 1 ♀, central Syria, Palmyra, leg. Kinzelbach et al. 14. III. 1980 (SMNS T381, Schmalfuss 1986 as *A. officinalis*, SMNS 11149).

Distribution

Desert biotopes in central Syria.

Diagnostic characters

Coloration: Blackish grey, conspicuously contrasting white epimera.

Maximum dimensions: ♀ 11.0 x 5.5 mm, ♂ 9.0 x 4.3 mm.

Epimeron I with groove frontally disappearing (fig. 54). Telson with length-width ratio 10 : 6, terminal part longer than in *A. officinalis* (fig. 55). Male carpus VII with spine brush, 1.5 times longer than merus VII (fig. 57). Male pleopod-exopodite I with median lobe rectangular (fig. 56).

5.9. *Armadillo platypleon* Schmalfuss, 1986 (figs. 58–63)

Schmalfuss 1986: 16, figs. 25–26, 28, 30–35 – SW-Syria.

Material examined

♂, holotype (14.0 x 7.5 mm), SW-Syria, 25 km N Deraa, Nahr el Harir, leg. Kinzelbach et al. 25. III. 1977 (SMNS T211, Schmalfuss 1986). – 1 ♂, NW-Jordan, Ajlun, Djerash, ruins, leg. Kinzelbach et al. 13. III. 1977 (SMNS 11057). – 15 sp., NW-Jordan, Balqa, Hot Springs, leg. Scheuern 14. III. 1977 (SMNS 11064). – 1 ♂, 1 ♀, 1 juv., Dead Sea, "Wadi Ghuswes", leg.? Dr. Brühl 30. XII. 1911 (ZMB). – 4 sp., Jordan, eastern shore of Dead Sea, "Hammam Zara", leg.? Dr. Brühl 12. I. 1912 (ZMB).

Distribution

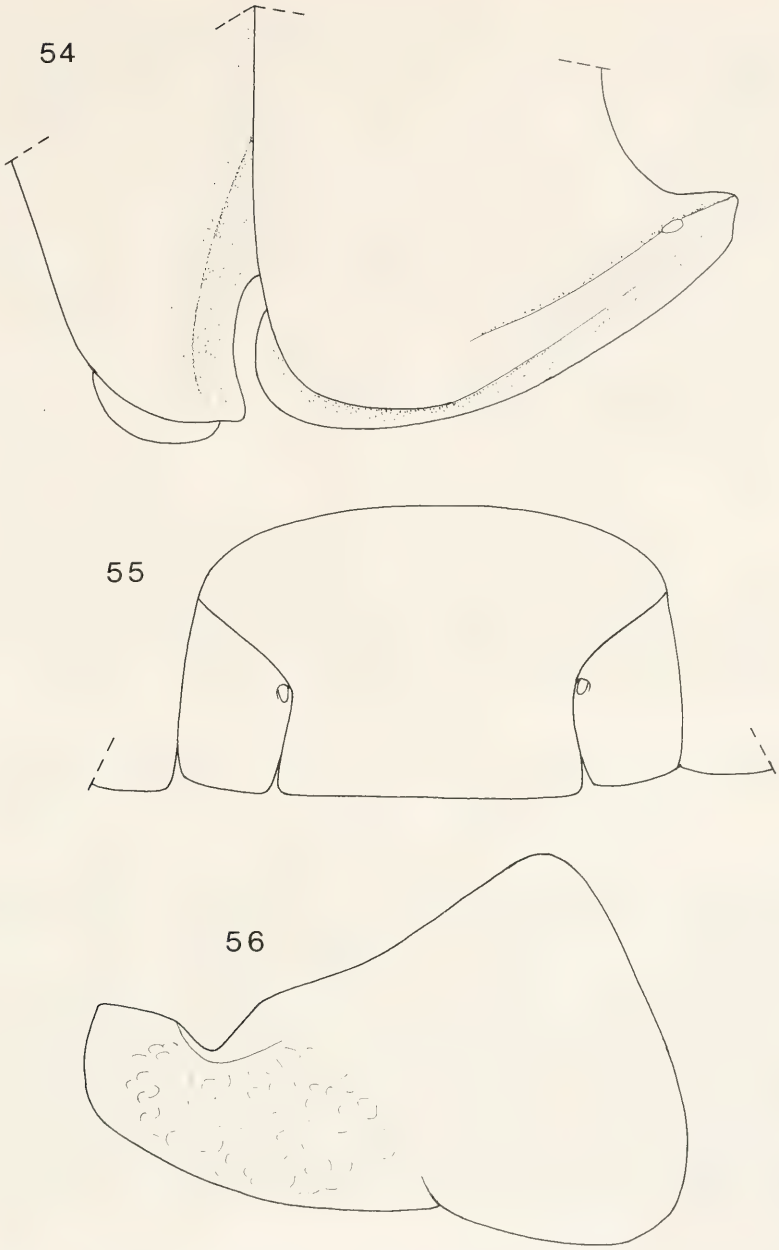
Known from SW-Syria (type series), adjacent NW-Jordan and shores of the Dead Sea.

Diagnostic characters

Coloration: Tergites light violet brown, some individuals are completely white.

Maximum dimensions: ♀ 17.0 x 8.5 mm, ♂ 14.0 x 7.5 mm

Tergites wider than in the other species, angles of epimera flatter. Pereion-epimeron I (fig. 58) with frontal corners bent upwards. Telson (fig. 59) with width-length ratio 10 : 7, "waist" at about half the length. Male carpus VII with spine brush, twice as long as merus VII (figs. 61–63), very similar to the situation in *A. officinalis* and *A. carmelensis* n. sp. Male pleopod-exopodite I (fig. 60) with long, terminally rounded median lobe, medial margin indented. Uropod-protopodite much longer than in *A. officinalis* (fig. 59), according to longer terminal part of telson, uropod-exopodite twice as long as in *A. officinalis*.



Figs. 54–56. *Armadillo kinzelbachi* n. sp., holotype ♂, 9.0 mm long (Syria, 64 km E Homs, SMNS T379). – 54. Pereion-epimera I and II, lateral view; – 55. Telson and uropods; – 56. Pleopod-exopodite I.

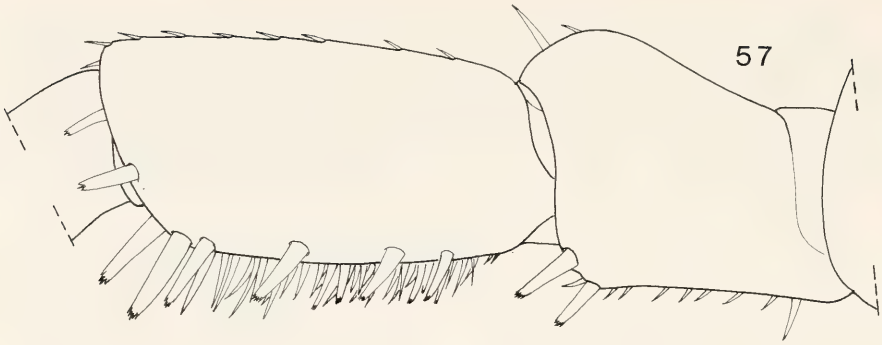


Fig. 57. *Armadillo kinzelbachi* n. sp., holotype ♂, pereiopod VII, merus and carpus, frontal view.

5.10. *Armadillo sordidus* **n. sp.** (figs. 64–70)

Holotype: ♂, 11.0 x 4.5 mm, Israel, Lower Galil, 3 km W Segev, 200 m, edge of open cultivated land, leg. Schawaller & Schmalfuss 9. II. 1987 (SMNS T346).

Paratypes: 3 ♂♂, 10 ♀♀, same data as holotype (SMNS T347). – 6 ♂♂, 1 ♀, SW-Syria, 6 km N Salkhad, leg. Kinzelbach et al. 6. IV. 1979 (SMNS T387).

Distribution

Northern Israel and SW-Syria.

Diagnostic characters

Coloration: Greyish brown, brown shade determined by small adhering soil particles, tergite surface opaque, not as shiny as in *A. officinalis*.

Maximum dimensions: ♂ 11.0 x 4.5 mm, ♀ 12.0 x 5.0 mm.

Pereion narrower, epimera steeper and therefore epimeron I shorter than in *A. officinalis*. Structure of pereion-epimera I and II otherwise very similar to *A. officinalis* (fig. 64). Apical part of telson longer than in *A. officinalis*, but shorter and narrower than in *A. carmelensis* n. sp. (fig. 65). Male carpus VII with brush of multipointed setae, length-width ratio 3 : 2, i. e. shorter and thicker than in *carmelensis* and *officinalis* (fig. 67–69). Male pleopod-exopodite I with a relatively short medial lobe (fig. 66). Pleopod II see fig. 70. Uropod see fig. 65, exopodite as tiny as in *A. officinalis*.

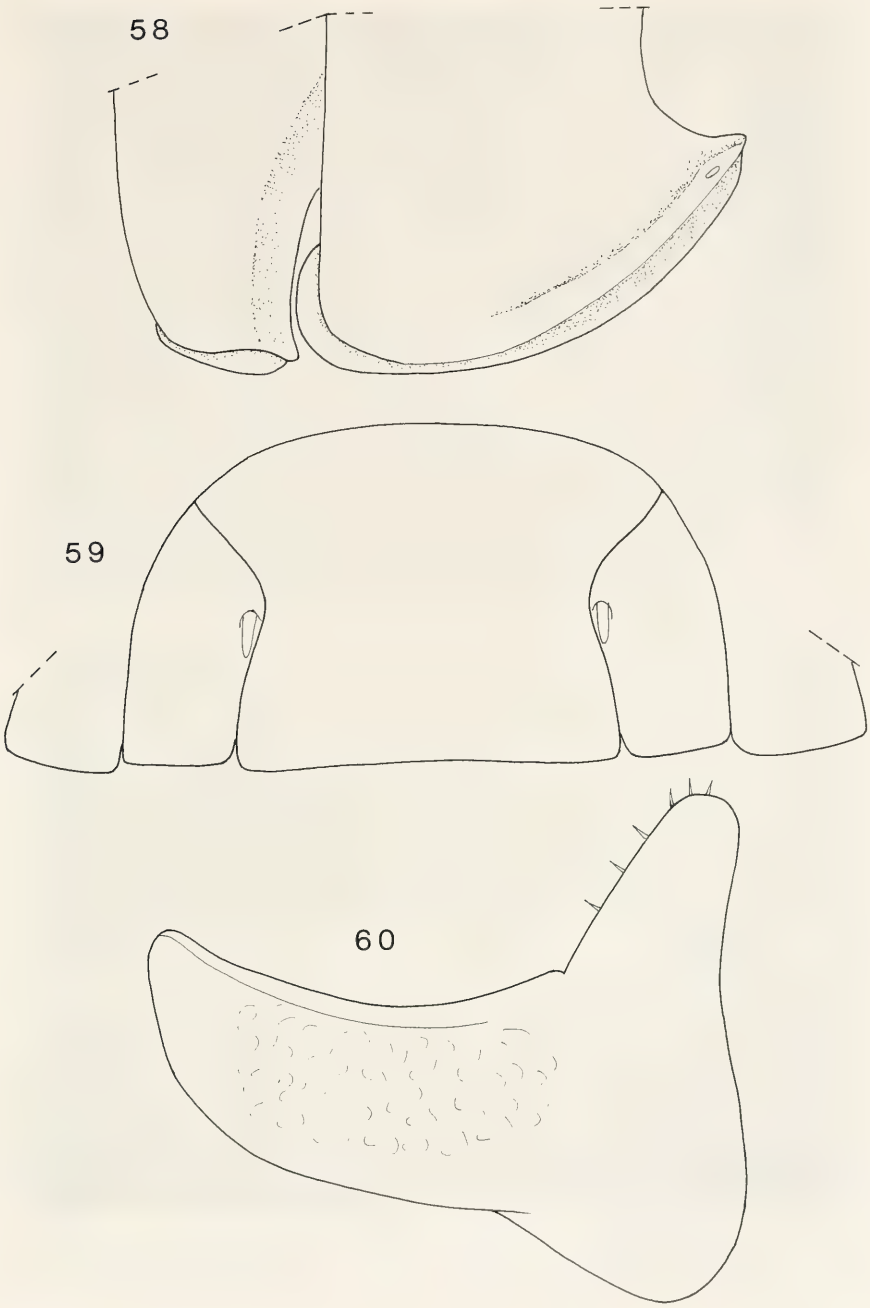
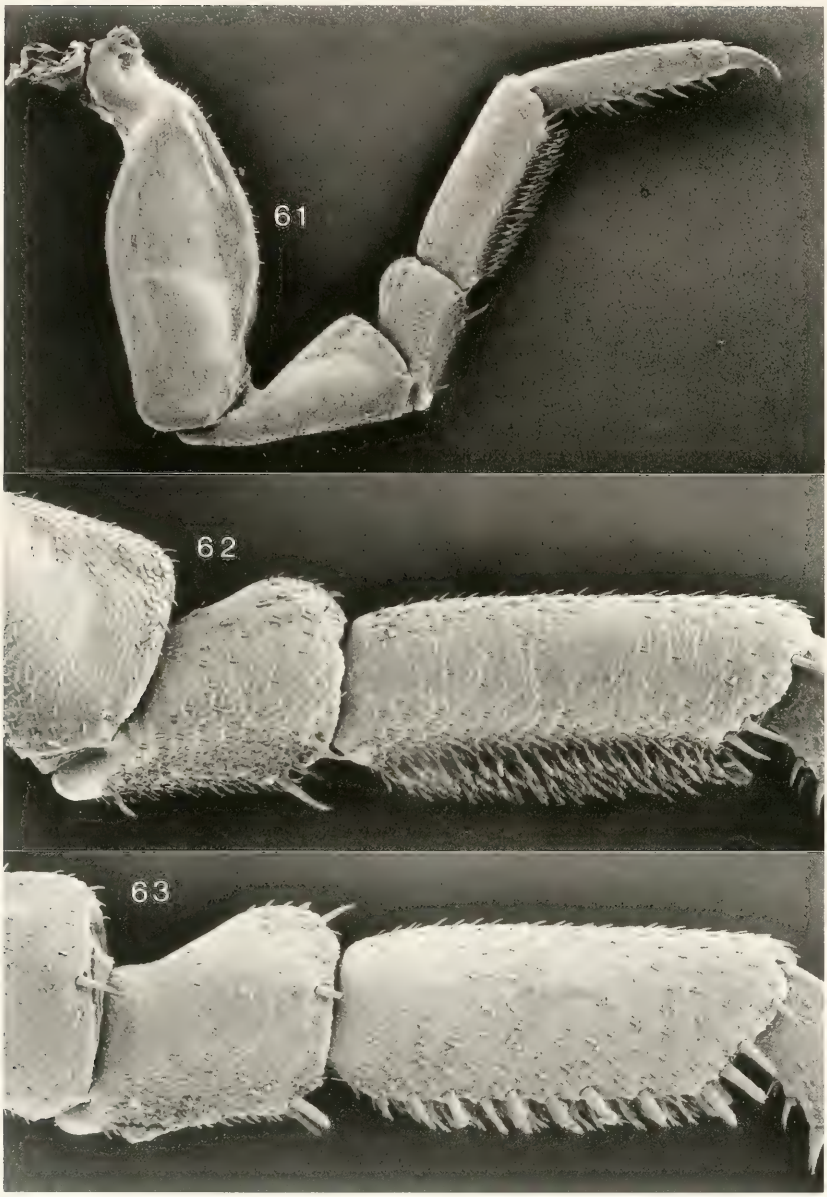
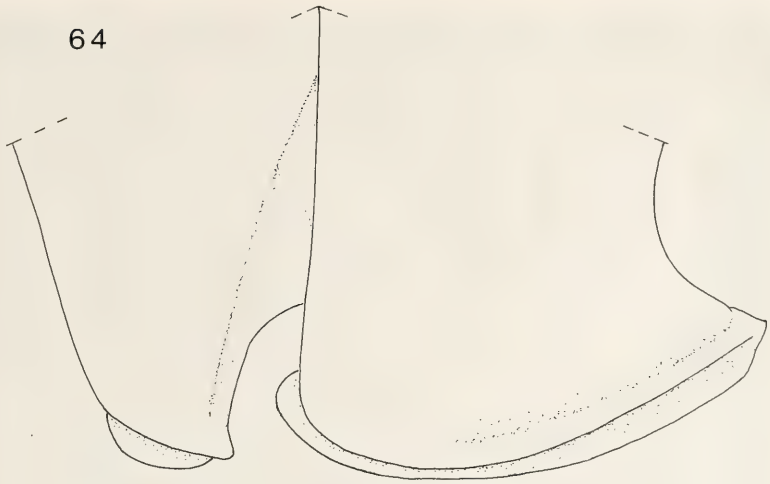
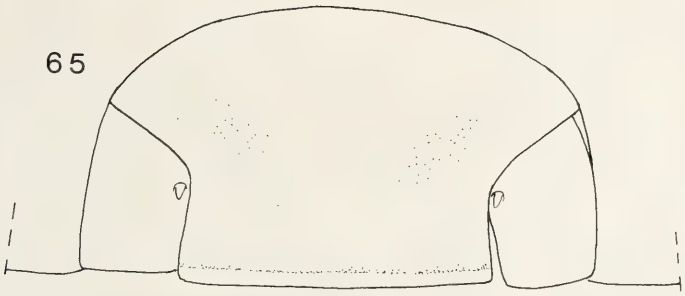


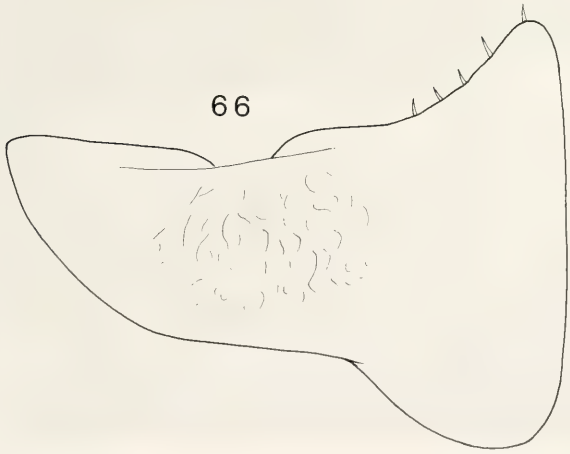
Fig. 58–60. *Armadillo platypleon*, holotype ♂, 14.0 x 7.5 mm (SW-Syria, SMNS T211). – 58. Pereion-epimera I and II, lateral view; – 59. Telson and uropods; – 60. Pleopod-exopodite I.



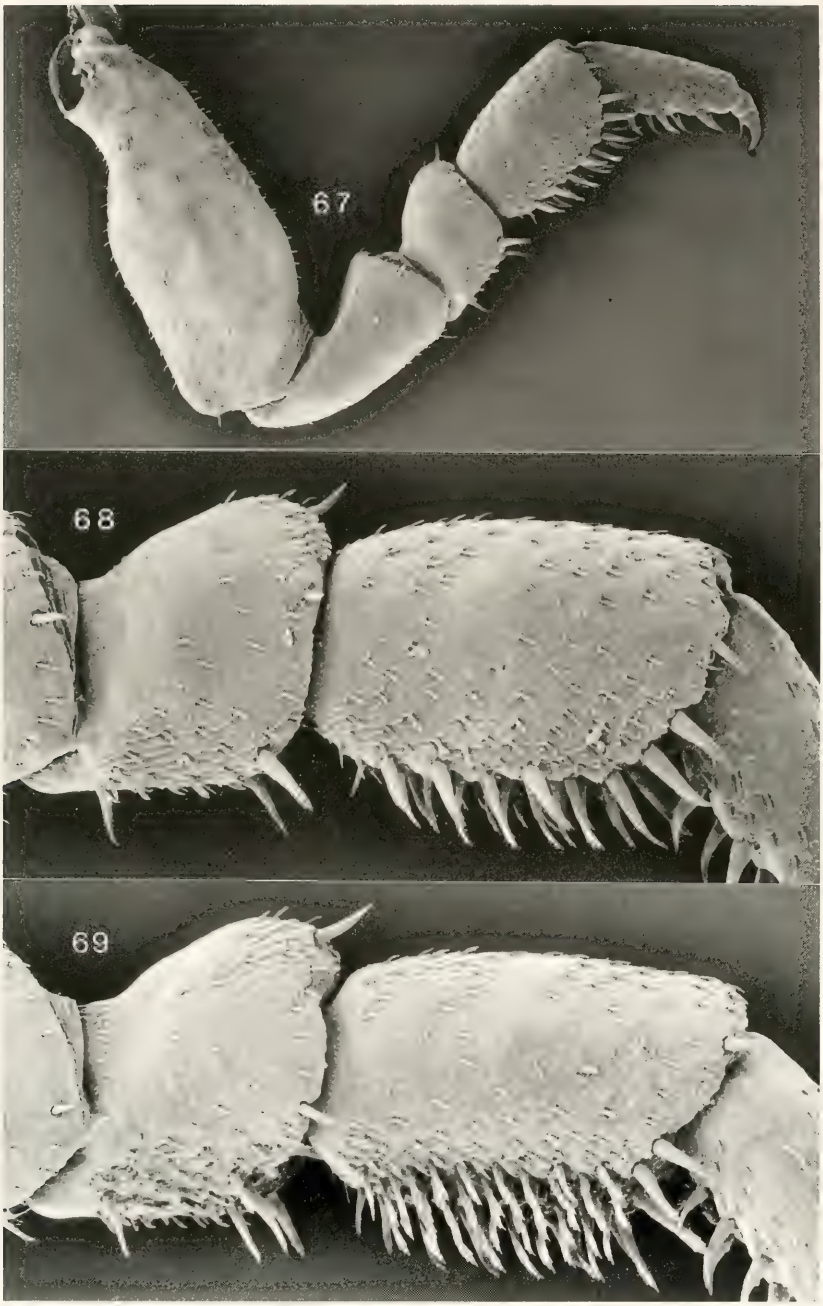
Figs. 61–63. *Armadillo platypleon*, ♂ 14 mm long (NW-Jordan, Ajlun, SMNS 11057), pereiopod VII, caudal view (figs. 61–62) and frontal view (fig. 63).







Figs. 64–66. *Armadillo sordidus* n. sp., holotype ♂, 11.0 x 4.5 mm (Israel, Lower Galil, SMNS T346). – 64. Pereion-epimera I and II, lateral view; – 65. Telson and uropods; – 66. Pleopod-exopodite I.



Figs. 67–69. *Armadillo sordidus* n. sp., paratype ♂, 10 mm long (Israel, Lower Galil, SMNS T347), pereiopod VII, frontal view (figs. 67–68) and caudal view (fig. 69).

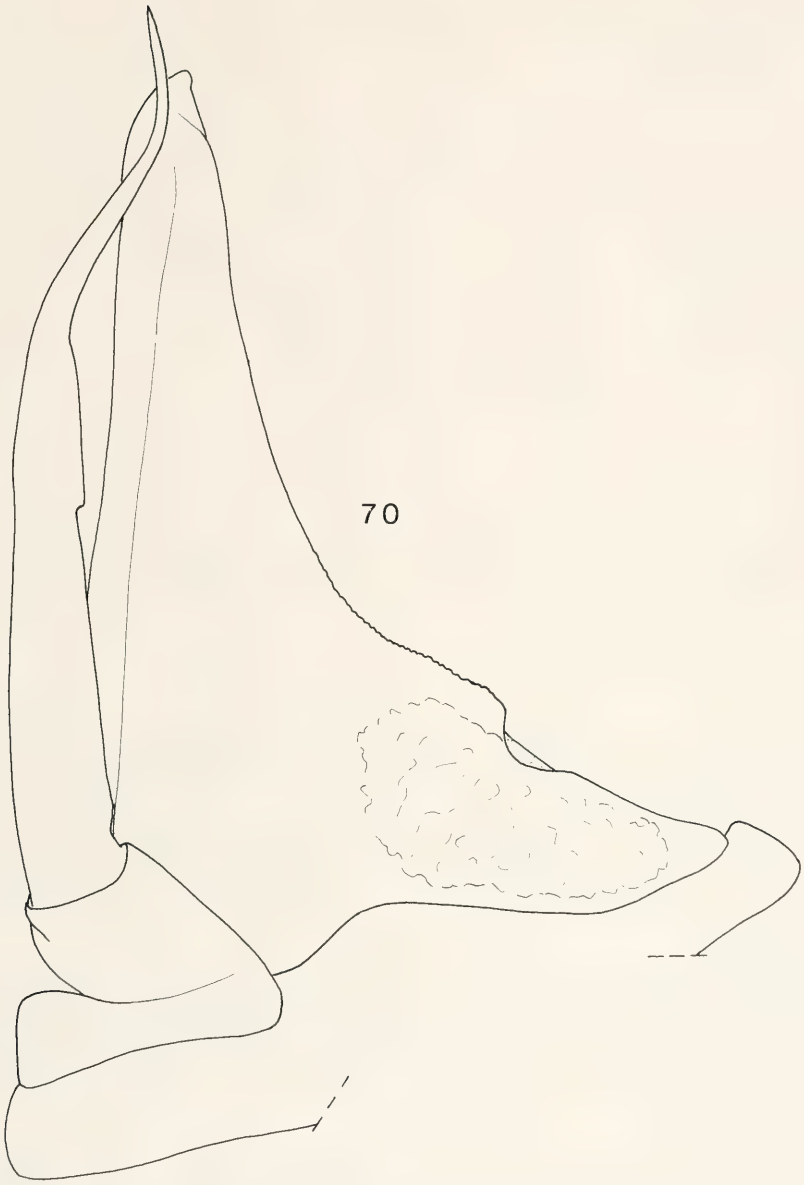


Fig. 70. *Armadillo sordidus* n. sp., holotype ♂, pleopod II in dorsal view.

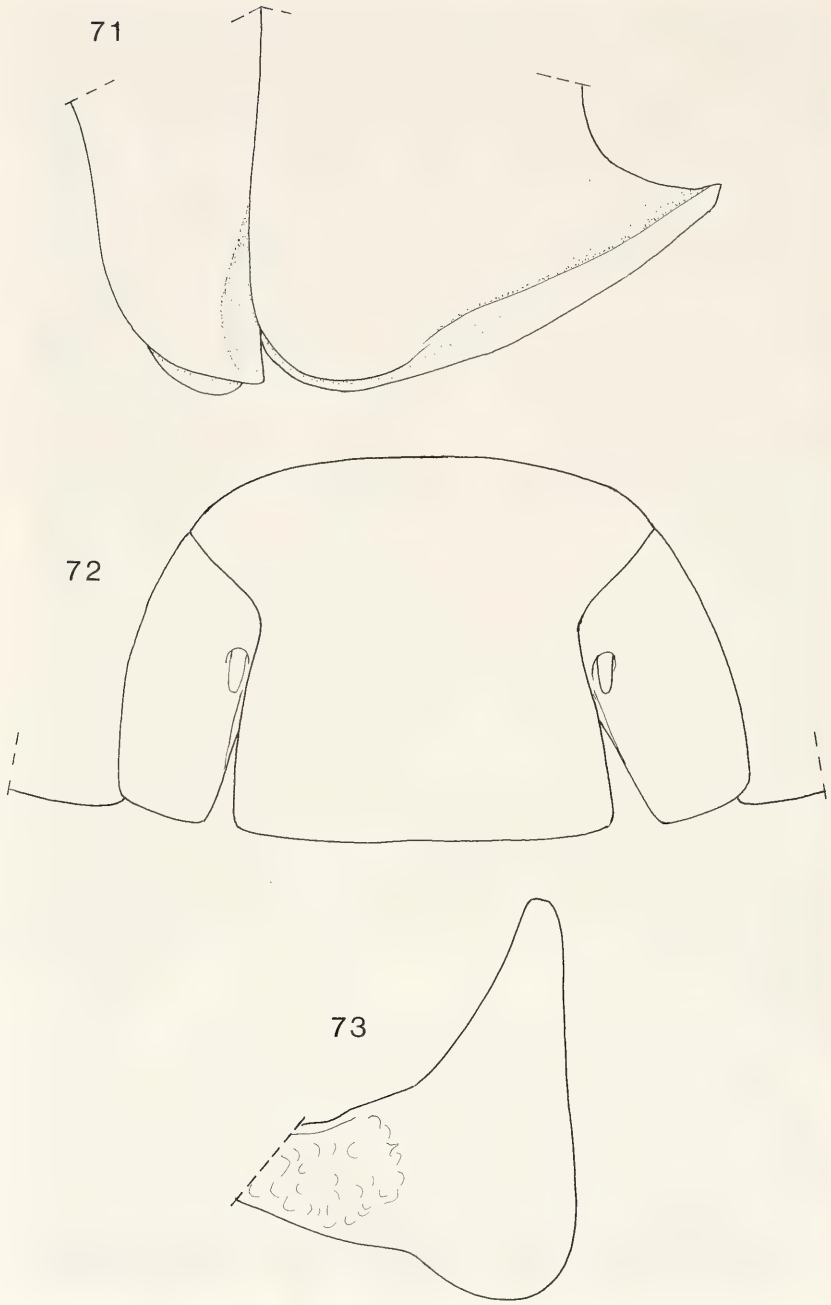


Fig. 71–73. *Armadillo troglophilus* (Lebanon, cave near Beyrouth, MNHNP). – 71.-72. Paralectotype, 1, 12.0 x 5.8 mm, pereion-epimera I and II, lateral view (fig. 71), telson and uropods (fig. 72); – 73. Lectotype, 1, slide preparation, pleopod-exopodite I, laterally incomplete.

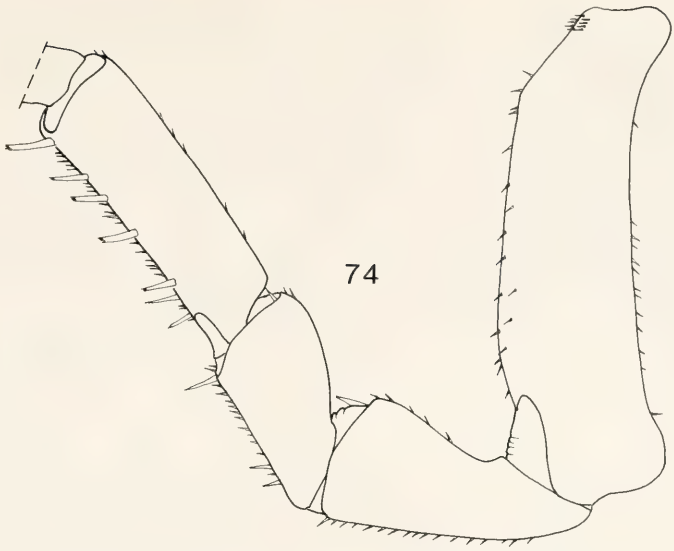


Fig. 74. *Armadillo troglophilus*, lectotype, ♂, slide preparation, pereiopod VII, frontal view.

5.11. *Armadillo troglophilus* Vandel, 1955 (figs. 71–74)

Vandel 1955: 517, figs. 30 A–B, 31 A–C, 32 A–C, Lebanon, caves near Beyrouth.
Arcangeli 1957 a: 136 [*Venezillo* (*Libanillo*) *troglophilus*].
Schmalfuss 1986: 19 (systematics).

Material examined

Lectotype: 2 slides with male pereiopods VII (no. 3883.1) and male pleopods I and II (no. 3883.2), herewith designated as lectotype, Lebanon, "Grotte d'Amchite" near Beyrouth, leg. Coiffait 4. X. 1951 (MNHNP, Vandel 1955).
Paralectotypes: 1 ♂, 1 ♀, same data as lectotype (MNHNP; Vandel 1955).

Distribution

Known only from a number of caves near Beyrouth, Lebanon.

Diagnostic characters

Coloration: Not or only very faintly pigmented.
Maximum dimensions: 12 x 6 mm.
Eyes vestigial; frontal two thirds of epimeral margin I not grooved (fig. 71); male carpus VII elongated as in *A. platypleon*, but without brush of setae (fig. 74); male basipodite VII much narrower than in *A. officinalis* and related species, distally with conspicuous rounded process; male pleopod-exopodite I with long medial lobe (fig. 73); telson with very long terminal part (fig. 72).

5.12. *Armadillo tuberculatus* Vogl, 1876 (figs. 75–81)

Syn.: *Armadillo cinctus* Budde-Lund, 1896.
Armadillo piger Budde-Lund, 1896.
Armadillo asiaeminoris Verhoeff, 1941.
Vogl 1876: 501, figs. 1 a–d – Greece, Cyclades, island of Tinos.
Verhoeff 1941 a: 251 (*A. asiaeminoris*) – Turkey, N Antalya, Bunar Basi, 400 m.
? Vandel 1955: 522 – Lebanon (compare chapter taxonomy).
non: Pretzmann 1974: 452 – Israel (= *A. albus*).
Schmalfuss 1975 a: 295, figs. 19–27 (*Pentheus t.*) (pattern and function of tuberculation).
Schmalfuss 1975 b: 59 (*Pentheus t.*) – new records from Greek islands.
Schmalfuss 1979: 37 – Greece, distribution on Aegaean islands.
Sfenthourakis 1991: 17, figs. 1, 2 A–I, 3 (variability, subspecies problem).
Sfenthourakis 1994: 148, fig. 141 – Greece, distribution on central Aegaean islands, mapped.

Material examined

1 specimen (type of *A. asiaeminoris*) in fragments, preserved on 3 slide preparations, S-Turkey, N Antalya, Bunar Basi, 400 m, leg. Kosswig or de Lattin May year? (ZSM, Verhoeff 1941). – 20 sp., Greek island Kastellórizo, 130 km E Ródhos, leg. Schmalfuss 29. IV. 1992 (SMNS 2319). – 10 sp. Greece, Aegaean island Sérifos, leg. Schmalfuss 27. IV. 1993 (SMNS 2340). – 76 sp., Greece, island Gávdhos S Crete, leg. Pieper & Runze III. 1971 (SMNS 1644, Schmalfuss 1975 b).

Distribution (map fig. 81)

The species is known from many islands in the southern Aegaean, from Kithira to Karpathos and from Andhros to Gavdhos, additionally from the island Kastellorizo (130 km E Rodhos) and from one locality on the Turkish mainland north of Antalya (map fig. 81). It seems to be lacking on a number of islands where it could be expected (e. g. Amorgos, Rodhos), and it has neither been found on the Greek mainland nor on the Aegaean coast of the Turkish mainland. Thus it seems to possess a sort of relic distribution, possibly being extinguished on the mainland by predator immigrations following climatic changes during or after the Pleistocene.

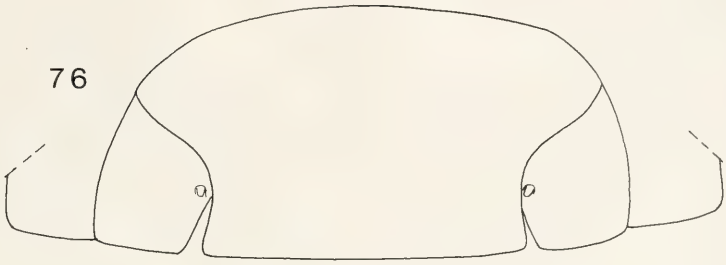
The species lives in dry phrygana biotopes. On a number of small uninhabited islets between the Cyclades and Crete (Schmalfuss 1979), with certainly a semidesert climate during summer, this species and *Porcellionides pruinosus* are the only terrestrial isopods.

Diagnostic characters

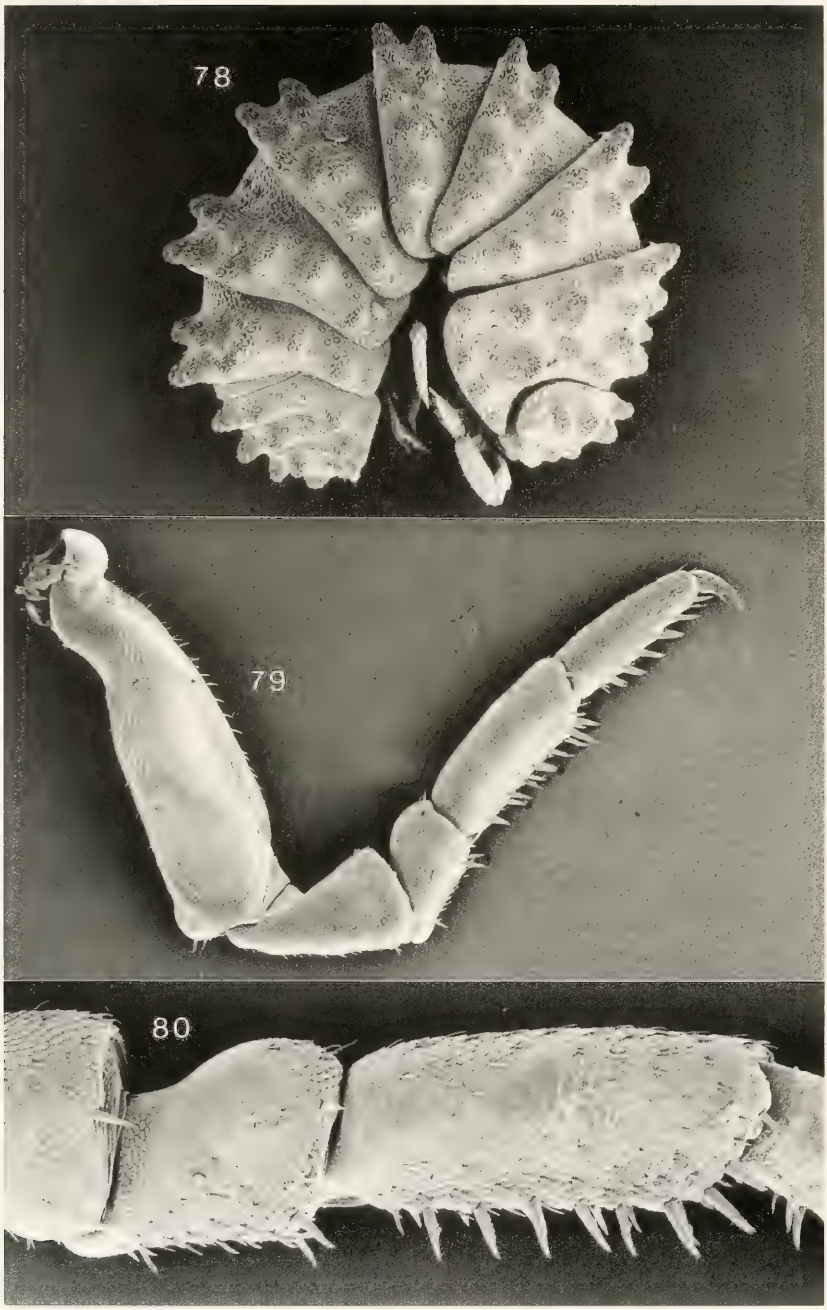
Coloration: Brownish grey. Some populations, especially from small islands, are brownish yellow or brown (compare Sfenthourakis 1991).

Maximum dimensions: In the sample from Katellorizo the biggest specimen is 15.0 x 7.2 mm.

Pereion-tergites with two rows of tubercles (fig. 78), which are in some populations more pronounced than in others. Additionally the tuberculation is much more pronounced in juveniles than in adults, the „reason" for this might be size-specific predator pressure (Schmalfuss 1975 a). Pleon-tergites III–IV with six, pleon-tergite V with four, and base of telson with two tubercles. Pereion-epimera I and II see fig. 75, telson see fig. 76. Male pereiopod VII with slender basipodite (not widened as in



Figs. 75–77. *Armadillo tuberculatus*, ♂, 10.0 x 5.0 mm (Greek island Kastellórizo 130 km E Ródhos, SMNS 2319). – 75. Pereion-epimera I and II, lateral view; – 76. Telson and uropods; – 77. Pleopod-exopodite I.



Figs. 78–80. *Armadillo tuberculatus*. – 78. Juvenile specimen (Greece, island Gávdhos S Crete, SMNS 1644); – 79.–80. Same ♂ as fig. 75, pereiopod VII, caudal view.

Fig. 81. Records of *Armadillo tuberculatus*.

the *officinalis*-group), distally with a slight protuberance (fig. 79), carpus without brush of multipointed setae (fig. 80). This brush is also lacking on the other pereiopods as in *A. troglophilus* and *A. albus* n. sp., while in the *officinalis*-group it is present on all seven pereiopods. So it is tempting to suggest a function as antislide structures during copulation in species with smooth tergites, while in species with tuberculated tergites the tubercles reduce the sliding risk sufficiently to render these brushes unnecessary.

Taxonomy

Some populations have been described as distinct species, i. e. *A. piger* Budde-Lund, 1896, *A. cinctus* Budde-Lund, 1896 and *A. asiaeminoris* Verhoeff, 1941, because of differences in tuberculation morphology and intensity. As confirmed by the analysis of Sfenthourakis (1991) there are consistent differences between different islands or island groups, but probably not on the species level, and it would be more confusing than clarifying to name every islands population as a separate subspecies.

Vandel (1955: 522) mentions *A. tuberculatus tuberculatus* and *A. tuberculatus piger* from two localities in the Lebanon ("Aanjar" and "Dahr el Aïn"). From geographic reasons it is doubtful that these specimens belong to *A. tuberculatus* and much more probable that they represent *A. albus* n. sp. For the locality "Aanjar" Vandel

added the remark "avec des fourmis" which is a further indication that the specimens belongs to *A. albus* which is known to be associated with ants. The specimens were unretrievable, so this question can only be solved by further collections from the mentioned Lebanese localities. The specimens mentioned by Pretzmann (1974: 452) under *A. tuberculatus* from Israel certainly belong to *A. albus*.

6. References

Andreev, S. (1972) Beitrag zur Kenntnis der Landasseln in Bulgarien. II (Isopoda, Oniscoidea). – Bull. Inst. Zool. Mus., Acad. bulg. Sc., **34**: 177-188; Sofia.

Arcangeli, A. (1933): Isopodi terrestri delle isole Samoa e considerazioni sopra la distribuzione geografica del genere *Armadillo* Latr. emend. Verh. – Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino **43**: 25-33 + tables I-IV; Torino.

– (1938): Isopodi raccolti in Asia Minore dal Sig. Henri Gadeau de Kerville. – Voyage zoologique d'Henri Gadeau de Kerville en Asie-Mineure (Avril-Mai 1912), vol. **1**: 29-65; Rouen.

– (1957a): I generi *Diploexochus, Venezillo, Paramardillo* [sic] (Crostacei Isopodi terrestri). – Boll. Ist. Mus. Zool. Univ. Torino **5**: 101-142; Torino.

– (1957b): Il genere *Armadillo* Br. emend. Arc. (Crostacei Isopodi terrestri). – Boll. Ist. Mus. Zool. Univ. Torino **5**: 165–191 + tables I-V; Torino.

Budde-Lund, G. (1885): Crustacea Isopoda Terrestria per familias et genera et species descripta. 319 pp.; Copenhagen.

– (1896): Land-Isopoden aus Griechenland, von E. v. Oertzen gesammelt. – Arch. Naturgesch. **62**: 39-48; Berlin.

– (1904): A revision of "Crustacea Isopoda terrestria", with additions and illustrations. 2. Spherilloninae. 3. *Armadillo*; pp. 33-144 + plates VI-X; Copenhagen.

Caruso D. & Costa, G. (1976): L'apparato stridulatore e l'emissione di suoni in *Armadillo officinalis* Dumeril (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). – Animalia **3**: 17-27; Catania.

Dollfus, A. (1892): Note sur les isopodes terrestres et fluviatiles de Syrie recueillis principalment par M. le Dr. Th. Barrois. – Revue biol. Nord France **4**: 1-15 + plates III-IV; Lille.

– (1894): Viaggio del Dr. E. Festa in Palestina, nel Libano e regioni vicini. X. Crustacés isopodes terrestres et d'eau douces. – Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino **9**: no. 177, 3 pp.; Torino.

– (1905): Liste des isopodes terrestres recueilli par M. le Dr. Cecconi dans l'île de Chypre. – Feuille jeunes Nat. (4e Série) **35**: 163, 172-177; Paris.

Frankenberger, Z. (1950): Résultats de l'expédition scientifique zoologique du Musée National de Praha en Turquie. – Acta ent. Mus. nat. Pragae **26**: 1-12; Prague.

Lehtinen, P. & Holthuis, L. (1995): *Glomeris* Latreille, 1802 (Diplopoda): proposed conservation; *Armadillo vulgaris* Latreille 1804 (Crustacea, Isopoda): proposed conservation of the specific name; and *Armadillo* Latreille, 1802 (Crustacea, Isopoda): application of a ruling on its status. – Bull. zool. Nom. **52**: 236-244; London.

Omer-Cooper, J. (1923): The terrestrial isopoda of Mesopotamia and the surrounding districts. – J. Bombay nat. Hist. Soc. **29**: 93-106; Bombay.

Pretzmann, G. (1974): Isopoden aus Israel (det. Strouhal). – Annln naturhist. Mus. Wien **78**: 445-452 Vienna.

Richardson-Searle, H. (1926): Crustacés isopodes terrestres et d'eau douce récoltés par M. Henri Gadeau de Kerville pendant son voyage zoologique en Syrie. –Voyage zoologique d'Henri Gadeau de Kerville en Syrie (Avril-Juin 1908), pp. 203-210; Paris.

Schmalfuss, H. (1975a): Morphologie, Evolution und Funktion der Tergithöcker bei Landisopoden. – Z. Morph. Tiere **80**: 287-316; Berlin & Heidelberg.

– (1975 b): Neues Isopoden-Material aus Griechenland. – Sber. öst. Akad. Wiss. (math.-nat. Kl., Abt. 1) **184**: 27-66; Vienna.

– (1979): Revidierte Check-list der Landisopoden (Oniscoidea) Griechenlands. – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) Nr. 331, 42 pp.; Stuttgart.

– (1986): Die Landisopoden (Oniscidea) Syriens und des Libanon. Teil I. – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) Nr. 391, 21 pp.; Stuttgart.
– (1990): Land-Isopoden aus dem Kaukasus-Gebiet. 3. Porcellionidae Armadillidiidae, Armadillidae. – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) Nr. 444, 11 pp.; Stuttgart.

SCHMALFUSS, H. & FERRARA, F. (1983): Terrestrial isopods from West Africa. Part 3: Family Armadillidae, Verhoeff, 1917. – Monitore zool. ital. (N.S.), Suppl. **18**: 111-157; Florence.

SFENTHOURAKIS, S. (1991): The subspecific problems of *Armadillo tuberculatus* Vogl, 1876 (Isopoda, Oniscidea). – *In*: JUCHAULT, P. & MOCQUARD, J. (eds.): The biology of terrestrial isopods III, Proceedings of the Third International Symposium on the biology of terrestrial isopods, pp. 17-22; Poitiers.
– (1994): Biogeography, systematics and ecological aspects of terrestrial isopods in central Aegaean islands. – 293 pp., Ph. D. thesis, University of Athens. [in Greek]

STROUHAL, H. (1957): Zwei neue Landisopoden aus Palästina. – Annln naturhist. Mus. Wien **61**: 305-312, Vienna.
– (1968): Die Landisopoden der Insel Zypern. – Annln naturhist. Mus. Wien **72**: 299-387; Vienna.

STROUHAL, H. & PRETZMANN, G. (1975): Israelische Isopoden. – Annln naturhist. Mus. Wien **79**: 623-663; Vienna.

VANDEL, A. (1955): Mission HENRI COIFFAIT au Liban (1951). 8. Isopodes terrestres. – Arch. Zool. exp. gén. **91**: 455-531; Paris
– (1965) La faune isopodiques de l'île de Chypre. – Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris (2. Sér.) **36**: 818-830; Paris.

VERHOEFF, K. (1917): Über mediterrane Oniscoidea, namentlich Porcellioniden. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg **73**: 144-173; Stuttgart.
– (1941): Über Land-Isopoden aus der Türkei. – Istanbul Üniv. fen Fak. Mec. (Ser. B) **4**: 223-276; Istanbul.
– (1943): Über Land-Isopoden aus der Türkei. 2. Aufsatz. – Istanbul Üniv. fen Fak. Mec. (Ser. B) **8**: 1-29; Istanbul.
– (1949): Über Land-Isopoden aus der Türkei III. – Istanbul Üniv. fen Fak. Mec. (Ser. B) **14**: 21-48; Istanbul.

VERHOEFF, K. & STROUHAL, H. (1967): Isopoda terrestria der Türkei, 4. Aufsatz, und über Anpassungen an die Volvation bei den Kuglerfamilien Armadillidiidae, Eubelidae und Armadillidae. – Zool. Jahrb. (Abt. Syst.) **93**: 465-506; Jena.

VOGL, C. VON (1876): Beiträge zur Kenntnis der Land-Isopoden. – Verh. zool.-bot. Ges. Wien **25**: 501-522; Vienna.

WARBURG, M. (1968) Behavioral adaptations of terrestrial isopods. – Am. Zool. **8**: 545-561; Utica.
– (1992): Reproductive patterns in three isopod species from the Negev Desert. – J. arid Environm. **22**: 73-85; London.
– (1994): Review of recent studies on reproduction in terrestrial isopods. – Invert. Reprod. Developm. **26**: 45-62; Balaban.

WARBURG, M. & COHEN, N. (1992): Population dynamics, growth and longevity of *Armadillo officinalis*, inhabiting the Mediterranean region in northern Israel. – Pedobiol. **36**: 262-273; Jena.

Author's address:

Dr. HELMUT SCHMALFUSS, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QH
5
S93
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 545	3 S.	Stuttgart, 15. 10. 1996

Odinia trifida sp.n., a New Odiniid Species from Spain (Diptera: Odiniidae)

SMITHSONIAN
NOV 12 1997
LIBRARIES

By Miguel Carles-Tolrá, Barcelona

With 3 figures

Summary

A new odiniid species, *Odinia trifida* **sp.n.**, is described from Spain.

Zusammenfassung

Eine neue Odiniidae-Art, *Odinia trifida* **sp.n.**, aus Spanien wird beschrieben.

Resumen

Se describe una especie nueva de Odiniidae, *Odinia trifida* **sp.n.**, de España.

1. Introduction

The Odiniidae form a small family of acalyptrate diptera. In the Palaearctic region it is represented by 15 species included in 5 genera. Only 2 genera, i.e. *Neoalticomerus* Hendel, 1903 with 1 unique species: *N. formosus* (Loew, 1844) and *Odinia* Robineau-Desvoidy, 1830, are known to occur in Europe. *Odinia* is the largest genus with 11 species, 10 of which are present in Europe. The Spanish fauna is very poorly known, as only one species namely *O. maculata* (Meigen, 1830) has been up to now recorded from Spain (Carles-Tolrá et alii 1993; Krivosheina 1984).

Adults are common on wood-destroying fungi and around moist wounds of trees, especially on birch (Krivosheina 1984).

Some years ago Carles-Tolrá et alii (1993) published a paper with a list of 37 acalyptrate species collected with vinegar traps. Among the material collected 2 species of *Odinia* were found. One of them was identified as *O. maculata* which was included in the paper. The other species, instead, seemed to belong to a new species of *Odinia*, so it was not included. Now, after having confirmed it as a new species to science, it is described below.

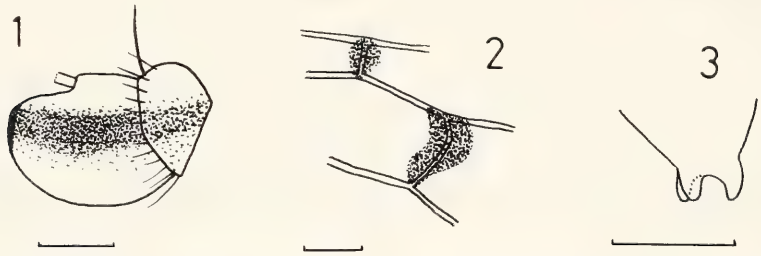
2. Description of *Odinia trifida* sp.n.

Holotype: ♂, Spain, Barcelona, Caldes de Montbui, 19. VIII. 1986, J. I. Checa leg.

Paratypes: 12. VIII. 1986 4 ♀♀, 14. VIII. 1986 1 ♀, 19. VIII. 1986 6 ♂♂ 5 ♀♀, 22. VIII. 1986 1 ♂ 2 ♀♀, 25. VIII. 1986 3 ♂♂ 1 ♀, 29. VIII. 1986 1 ♀, 2. IX. 1986 3 ♂♂ 4 ♀♀, 6. IX. 1986 1 ♂ 4 ♀♀, all other data as the holotype. Type material deposited in the author's collection, except 1 ♂ and 1 ♀ paratypes deposited in the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS).

Diagnosis: Easily recognizable species by the combination of the following characters: a) frons without hairs between posterior orbital and vertical bristles; – b) 3rd antennal joint with a longitudinal median stripe; – c) palpi yellow; – d) mesonotum with one supraalar stripe; – e) mid tibia with only one spur.

Description: Head. Grey, frons yellow, frontal triangle and gena whitish, face grey-whitish. Eyes glabrous. Palpi and proboscis yellow. Antenna (Fig. 1): 1st black, 2nd brown, grey-whitish dorsally (inner side yellow in some specimens preserved in alcohol), 3rd yellow-orangish with a longitudinal median stripe from the apex until 2nd joint. Arista micropubescent. Chaetotaxy: 3 ors (anterior one inwards directed), vte, vti, oc, pvt divergent; frons with minute hairs, absent between posterior ors and vertical bristles.



Figs. 1-3. *Odinia trifida* **sp.n.** – 1. 2nd and 3rd joints of left antenna, lateral view; – 2. wing: ta and tp veins; – 3. left surstylar lobe, lateroventral view. – Scale bars: Figs. 1, 3 = 0.1 mm; Fig. 2 = 0.2 mm.

Thorax. Grey; humeral callus yellow. Mesonotum without dorsal stripes, only one lateral stripe present, supraalar stripe present from above humeral callus until scutellum. Mesopleura and pteropleura grey-whitish, both with a brown stripe in their upper parts. Scutellum grey, yellow apically. Chaetotaxy: 1 hu, 1+4 dc, 2 np, 1 prst, 1 sa, 1 pa, row of ia present (posterior ones longer), 2 sc, 3 stpl, ac in 4-6 irregular rows, 1 prsc, setulae between prsc and scutellum absent.

Legs. f_1 yellowish with a greyish stripe from dorsoproximal to ventroapical part; ventrally with a posterodistal row of bristles. f_2 yellowish, somewhat greyish ventroapically. f_3 grey, lateral parts yellowish; ventrally with an anteropreapical long bristle. t_1 brownish with 2 dark brown rings. t_2 and t_3 brownish with 2 dark brown rings, t_2 with only one ventroapical spur. Tarsi brownish, somewhat darkened apically.

Wing. Costal break distinctly infuscated. Tips of veins r_{2+3} and r_{4+5} very slightly brownish. ta and tp veins (Fig. 2) distinctly infuscated, infuscation of tp slightly S-shaped, wider anteriorly.

Abdomen. Grey; tergites 3-5 with dorsolateral brown spots. Setae inserted in small brown spots.

Male genitalia. Epandrium: surstylar lobe (Fig. 3) inwards directed, with 3 short, small apical protuberances (2 anterior and 1 posterior).

Female genitalia. Cerci long and narrow, with 3 long apical hairs.

Total body length: Males: 2.1-3.0 mm; females: 2.2-3.8 mm.

Discussion: 1) According to Collin's (1952) key *Odinia trifida* sp.n. keys out to point 9(10)/10(9), but it differs from the 3 species included there by the combination of a single mid tibial spur, the supraalar stripe and yellow palpi. – 2) According to Krivosheina's (1979) key *Odina trifida* keys out to *O. maculata* Meigen, but they distinctly differ in the mid tibial spurs (2 in *O. maculata*) and in the palpi (darkened in *O. maculata*).

Biology: Unknown. All the specimens were collected with vinegar traps hanging on peripheric branches of fruit trees.

Distribution: Hitherto known only from northeastern Spain.

Remarks: The specific name refers to the 3 apical protuberances of the surstylar lobe.

3. Acknowledgements

I am very grateful to Joan Isidre Checa (Barcelona, Palau de Plegamans) for the shipment of that very interesting dipterological material.

4. References

Carles-Tolrá, M., Garanto, O. & Checa, J. I. (1993): Nuevas citas y datos de dípteros acalípteros para España (Diptera: Acalyptrata). – Ses. Entom. ICHN-SCL, **7** (1991): 83-89; Barcelona.

Collin, J. E. (1952): On the European species of the genus *Odinia* R.-D. (Diptera: Odiniidae). – Proc. R. ent. Soc. Lond. (B), **21** (7-8): 110-116; London.

Krivosheina, N.P. (1979): Systematics and biology of Palearctic species of the family Odiniidae (Diptera) – Entomophages of xylophilous insects. – Nauka, Moscow: 130-157; Moscow.

– (1984): Family Odiniidae, pp. 260-262. – *In*: Soós, A. & Papp, L. (eds.): Catalogue of Palaearctic Diptera. Micropezidae – Agromyzidae. – Vol. **9**, 460 pp.; Amsterdam & Budapest (Elsevier Sci. Publ. & Akadémiai Kiadó).

Author's address:
Dr. Miguel Carles-Tolrá, Avda. Príncipe Asturias 30, ático 1, E-08012 Barcelona, Spain.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

932

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 546	14 S.	Stuttgart, 30. 10. 1996

New taxonomic and faunistic data on *Agathidium* from South East Asia (Coleoptera: Leiodidae: Agathidiini)

SMITHSONIAN
NOV 12 1997
LIBRARIES

By Fernando Angelini, Francavilla Fontana

With 32 figures

Summary

Descriptive and/or collecting data are presented for 28 species (138 specimens) of *Agathidium* found in South-East Asia and preserved in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. – New species: *Agathidium* (s. str.) *riedeli* **n. sp.** and *A.* (s. str.) *proximum* **n. sp.** from India (Uttar Pradesh), *A.* (*Euryceble*) *acridulum* **n. sp.** and *A.* (*Euryceble*) *leytense* **n. sp.** from the Philippines. – New records: *Agathidium barahbisense* Ang. & Dmz. from Himachal Pradesh; *A. garhwalense* Ang. & Dmz. from Tamil Nadu – doubtful provenance; *A. luctuosum* Ang. & Dmz. – doubtful determination – and *A. carinense* Ang. from Sumatra; *A. indefinitum* Ang. & Dmz., *A. quadrimaculatum* Ang. & Dmz. and *A. argutum* Ang. & Dmz. from Sarawak; *A. crockerense* Ang. & Dmz. and *A. hammondi* Ang. & Coot. from the Philippines.

Zusammenfassung

Von 28 Arten (138 Exemplare) der Gattung *Agathidium* aus Südost-Asien werden neue taxonomische und faunistische Daten geliefert. Hinsichtlich der neu beschriebenen Arten und der neuen faunistischen Nachweise siehe „Summary“.

1. Introduction, material and acknowledgments

I present here further distributional and taxonomic data on *Agathidium* from South-East Asia. They arise from the study of 138 specimens, representing 28 species, collected by A. Riedel (Munich), J. Trautner, K. Geigenmüller (both Filderstadt) and Dr. W. Schawaller in:

- 5 localities in India, Uttar Pradesh: 23 specimens, 5 species, leg. Riedel;
- 1 locality in India, Himachal Pradesh: 10 specimens, 1 species, leg. Riedel;
- 3 localities in India, Tamil Nadu and Kerala: 26 specimens, 3 species, leg. Riedel;
- 3 localities in Malaysia, Malaya: 10 specimens, 4 species, leg. Riedel;
- 1 locality in Thailand; 8 specimens, 3 species, leg. Trautner & Geigenmüller;
- 1 locality in Viet Nam: 1 specimen, 1 species, leg. Medvedev & Golovatch;

– 7 localities in Indonesia (Sumatra, Sarawak): 22 specimens, 9 species, leg. RIEDEL;
– 2 localities in the Philippines (Leyte Island): 36 specimens, 5 species, leg. SCHAWALLER & TRAUTNER.

Material

This material includes:
a) 4 new species: *Agathidium* (s. str.) *riedeli* n. sp. and *A.* (s. str.) *proximum* n. sp. from India (Uttar Pradesh), *A.* (*Euryceble*) *acridulum* n. sp. and *A.* (*Euryceble*) *leytense* n. sp. from the Philippines.
b) 9 species newly recorded for: India, Himachal Pradesh: *Agathidium barahbisense* Ang. & Dmz.; – India, Tamil Nadu: *A. garhwalense* Ang. & Dmz. (doubtful provenance); – Sumatra: *A. luctuosum* Ang. & Dmz. (doubtful determination) and *A. carinense* Ang.; – Sarawak: *A. indefinitum* Ang. & Dmz., *A. quadrimaculatum* Ang. & Dmz. and *A. argutum* Ang. & Dmz.; – Philippines: *A. crockerense* Ang. & Dmz. and *A. hammondi* Ang. & Coot.

The treated material is deposited in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (*SMNS*) and ANGELINI's collection (*AC*).

Acknowledgments

I thank Dr. WOLFGANG SCHAWALLER (Stuttgart) allowing me to study the material and my friend JONATHAN COOTER (Hereford, England) for reading the manuscript.

2. Species list

2.1. *Agathidium* (s. str.) sp. prope *luctuosum* Ang. & Dmz.

Agathidium (s. str.) *luctuosum* Angelini & De Marzo, 1993: 430.

Material: Indonesia, W Sumatra, Bukittinggi, Lembah Anai, 800 m, 16. X. 1991, leg. RIEDEL, 1 ♀ (SMNS).

Discussion: These new specimens differ from the type series in having a more superficial microreticulation on head and pronotum and in the colour of the antennae, with segments 1–8 testaceus; the spermathecae are very similar. The attribution of this specimen to *A. luctuosum* Ang. & Dmz. is for these reasons doubtful.

Distribution: Malaysia (Sabah), ? Indonesia (Sumatra). New record from Indonesia (Sumatra).

2.2. *Agathidium* (s. str.) *wheeleri* Ang.

Agathidium (s. str.) *wheeleri* Angelini, 1990: 244; ANGELINI & DE MARZO, 1993: 434.

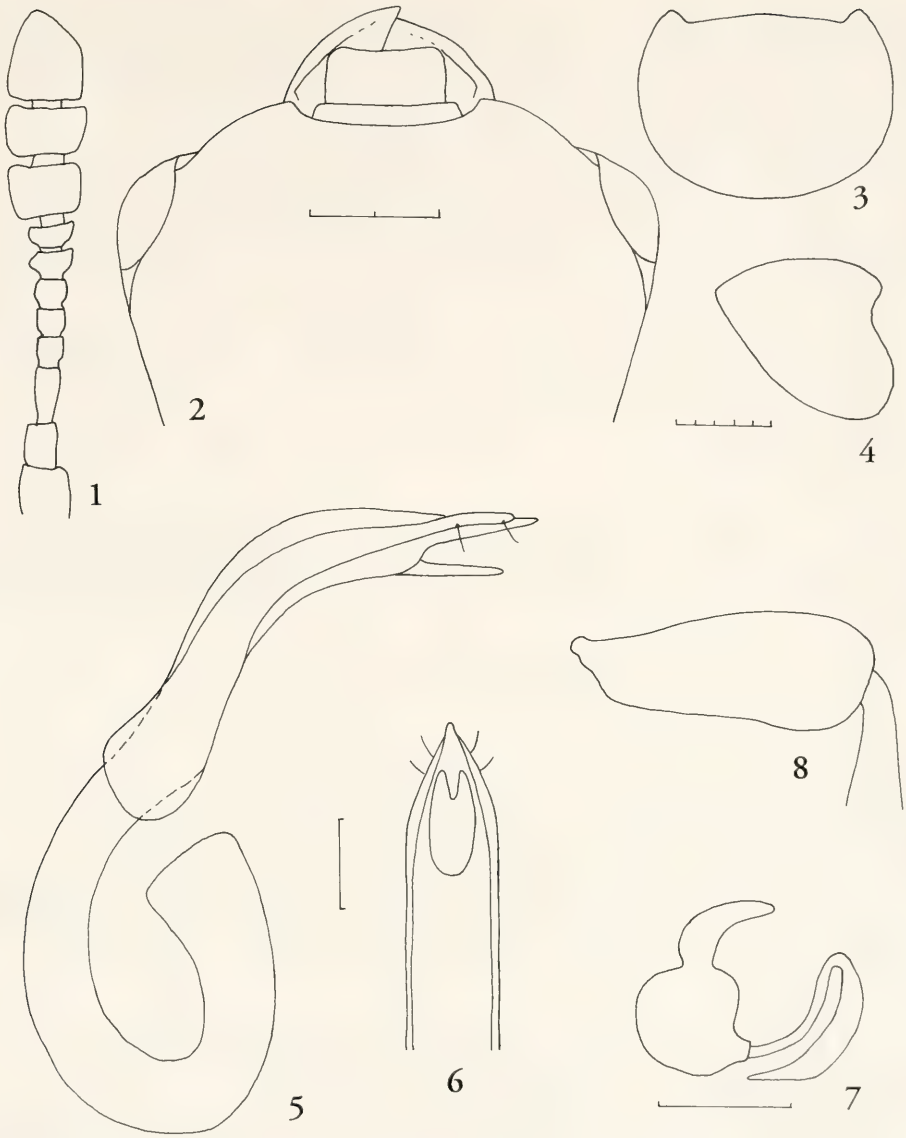
Material: Indonesia, W Sumatra, Bukittinggi, Panti, 700 m, 25.–26. X. 1991, leg. RIEDEL, 1 ♀ (SMNS); – Bukittinggi, Batang, Palupuh, 1000–1500 m, 19. X. 1991, leg. RIEDEL, 1 ♀ (AC).

Discussion: The new specimens agree in all characters to the types.
Distribution: Indonesia (Sumatra), Malaysia (Malaya).

2.3. *Agathidium* (s. str.) *riedeli* **n. sp.** (Figs. 1–8)

Holotype ♂: India, Uttar Pradesh, Rishikesh, Laxman Bridge, 3.–4. VII. 1989, leg. RIEDEL (SMNS).
Paratypes: Same data as holotype, 2 ♀♀ (SMNS), 1 ♂ and 1 ♀ (AC).

Description: Length 2.85–2.90 mm (holotype ♂: 2.90 mm). Dorsum dark reddish-brown, or black with lighter sides, venter dark reddish-brown, mesosternum



Figs. 1–8. *Agathidium* (s. str.) *riedeli* n. sp. – 1. Antenna; – 2. head; – 3-4. pronotum in dorsal and lateral view; – 5-6. apex of aedeagus in lateral and ventral view; – 7. spermatheca; – 8. male hind femora. – Scale in Figs. 1, 2, 8 = 0.2 mm, in 3, 4 = 0.5 mm, in 5, 6, 7 = 0.1 mm.

lighter; antennae uniformly testaceous; legs reddish-brown, microsculpture absent, or only vague traces on elytra; puncturation fine and sparse on whole dorsum.

Head: Punctures small, superficial, spaced from each other by 3–6 times their own diameter. Widest at eyes; antero-lateral margins raised; eyes suboblong; clypeal margin moderately excavate (fig. 2); clypeal line absent. 3rd antennal segment 1.35 times as long as the 2nd and as long as 4th+5th together (fig. 1).

Pronotum: Punctures a little smaller and more superficial than those of the head, spaced from each other by 5–10 times their own diameter. 1.51 times as broad as head, moderately broader than long (W/L = 1.54) and moderately convex (W/H = 1.60); anterior margin slightly curved (fig. 3); lateral outline broadly curved (fig. 4). Holotype: length 0.88 mm, width 1.36 mm, height 0.85 mm.

Elytra: Microreticulation absent, or only vague traces; punctures small and superficial as on pronotum, but spaced from each other by 1–10 times their own diameter, a few larger punctures are interspersed. Nearly as broad as pronotum, moderately longer than broad (W/L = 0.92) and moderately convex (W/H = 1.73); lateral outline with very weak humeral angle; sutural striae absent. Holotype: length 1.40 mm, width 1.30 mm, height 0.75 mm.

Metathoracic wings: present. Meso- and metasternum: median carina clear, lateral lines absent, femoral lines incomplete.

Legs: Male hind femora untoothed (fig. 8). Tarsal formula: ♂ 5-5-4, ♀ 5-4-4.

Aedeagus as in figs. 5–6.

Spermatheca as in fig. 7.

Discussion: *A. riedeli* n. sp. (*madurense* group) is very similar to *A. brahmano* Ang. & Dmz. (1986: 430, Assam) and *A. separatum* Ang. (1991: 167, Burma) in antenna colour, body length, ratio 3rd/2nd of antennal segments; the characters displayed by the aedeagus are markedly different from those of *brahmano* and *separatum*.

Distribution: India (Uttar Pradesh).

2.4. *Agathidium* (s. str.) *barahbisense* Ang. & Dmz.

Agathidium (s. str.) *barahbisense* Angelini & De Marzo, 1985: 51.

Material: India, Himachal Pradesh, Simla, Kufri, 16. IV. 1989, leg. Riedel, 2 ♂♂ and 1 ♀ (SMNS); – same locality, 16. VII. 1989, 3 ♂♂ and 2 ♀♀ (SMNS), 1 ♂ and 1 ♀ (AC).

Discussion: These new specimens agree fully with the description of the types.

Distribution: India (Himachal Pradesh), Nepal. New record for India (Himachal Pradesh).

2.5. *Agathidium* (s. str.) *kashmirense* Ang. & Dmz.

Agathidium (s. str.) *kashmirense* Angelini & De Marzo, 1981: 238; 1983: 9; 1985: 54; Angelini & Stephenson, 1990: 121.

Material: India, Uttar Pradesh, Mussorie, Dhanolti, 2250 m, 11. VII. 1989, leg. Riedel, 1 ♂ and 3 ♀♀ (SMNS), 1 ♂ (AC); – same locality, 2500 m, 12. VII. 1989, leg. Riedel, 1 ♀ (SMNS); – same locality, 2250 m, 11.–13. VII. 1989, leg. Riedel, 1 ♂ (SMNS).

Discussion: These new specimens agree fully with the description of the types, except in the colour of the dorsum, which is dark reddish-brown or black.

Distribution: India (Kashmir, Himachal Pradesh, Uttar Pradesh, Kumaon, Garhwal).

2.6. *Agathidium* (s. str.) *garhwalense* Ang. & Dmz.

Agathidium (s. str.) *garhwalense* Angelini & De Marzo, 1983: 158.

Material: India, Tamil Nadu, Mysore, Pykara, Octakamund, 2100 m, 20.–21. VIII. 1989, leg. Riedel, 4 ♂♂ and 6 ♀♀ (SMNS), 1 ♂ and 1 ♀ (AC).

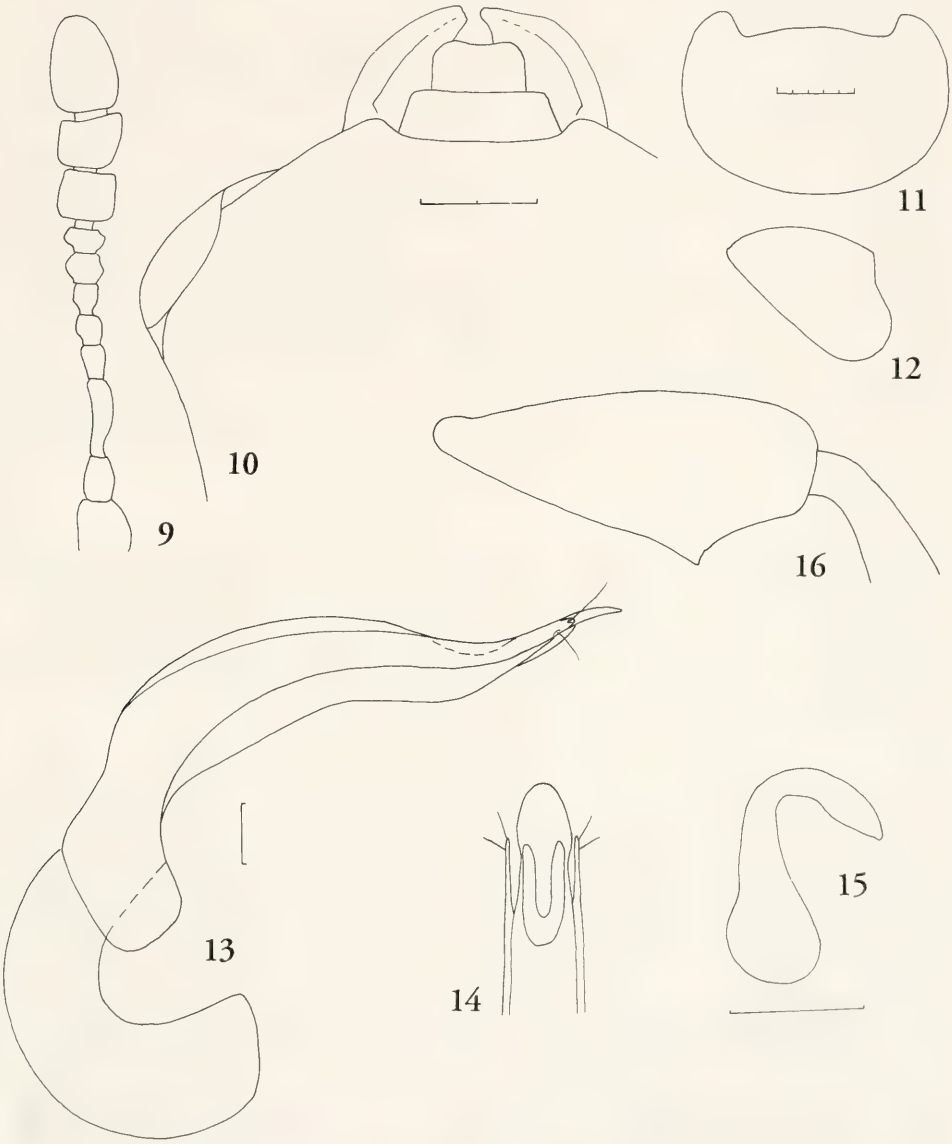
Discussion: These new specimens agree fully with the description of the types.

Distribution: India (Uttar Pradesh, Garhwal, Tamil Nadu). Possible new record from Tamil Nadu (decentralized locality, could be a labelling error).

2.7. *Agathidium* (s. str.) *proximum* **n. sp.** (Figs. 9–16)

Holotype ♂: India, Uttar Pradesh, Joshimat, Ghangaria, 2700 m, 4. VIII. 1989, leg. Riedel (SMNS).

Paratypes: Same data as holotype, 1 ♀ (SMNS), 1 ♀ (AC).



Figs. 9–16. *Agathidium* (s. str.) *proximum* n. sp. – 9. Antenna; – 10. head; – 11-12. pronotum in dorsal and lateral view; – 13-14. apex of aedeagus in lateral and ventral view ; – 15. spermatheca; – 16. male hind femora. – Scale in Figs. 9, 10, 16 = 0.2 mm, in 11, 12 = 0.5 mm, in 13, 14, 15 = 0.1 mm.

Description: Length 3.2–3.4 mm (holotype ♂: 3.4 mm). Whole dorsum dark reddish-brown; venter reddish-brown, mesosternum testaceous; antennae uniformly testaceous; legs reddish-brown. Microreticulation superficial but uniform only on elytra; punctures small and superficial on head and pronotum, nearly absent on elytra.

Head: Punctures small, well impressed, spaced from each other by 1–5 times their own diameter. Widest at eyes (fig. 10); eyes suboblong; clypeus sharply excavated; clypeal line absent. 3rd antennal segment 1.75 times as long as the 2nd and longer than 4th+5th together (fig. 9).

Pronotum: Puncturation as that of head. 1.37 times as broad as head, moderately broader than long (W/L = 1.70) and a little convex (W/H = 1.88). Anterior margin slightly curved (fig. 11); lateral outline broadly curved (fig. 12). Holotype: length 1.00 mm, width 1.70 mm, height 0.90 mm.

Elytra: Microreticulation superficial but uniform on whole surface, long and irregular furrow interposed; punctures smaller and more superficial than on head, hardly visible, spaced from each other by 5–15 times their own diameter. Just a little broader than pronotum, slightly broader than long (W/L = 1.10) and slightly convex (W/H = 1.87); lateral outline with broadly rounded humeral angle; sutural striae absent. Holotype: length 1.50 mm, width 1.65 mm, height 0.88 mm.

Metathoracic wings present. Meso- and metasternum: median carina clear, lateral lines absent, femoral lines incomplete.

Legs: Male hind femora with a large tooth at posterior margin (fig. 16). Tarsal formula: ♂ 5-5-4, ♀ 5-4-4.

Aedeagus as in figs. 13–14.

Spermatheca as in fig. 15.

Discussion: *Agathidium proximum* n. sp. (*laevigatum* group) is very similar to *A. rufifrons* Ang. & Dmz. (1985: 60, Nepal) in possessing superficial microreticulation on elytra and in length ratio 3rd/2nd antennal segments; it differs in body length, lighter colour of dorsum, lower width ratio of pronotum/head and presence of metathoracic wings.

Distribution: India (Uttar Pradesh).

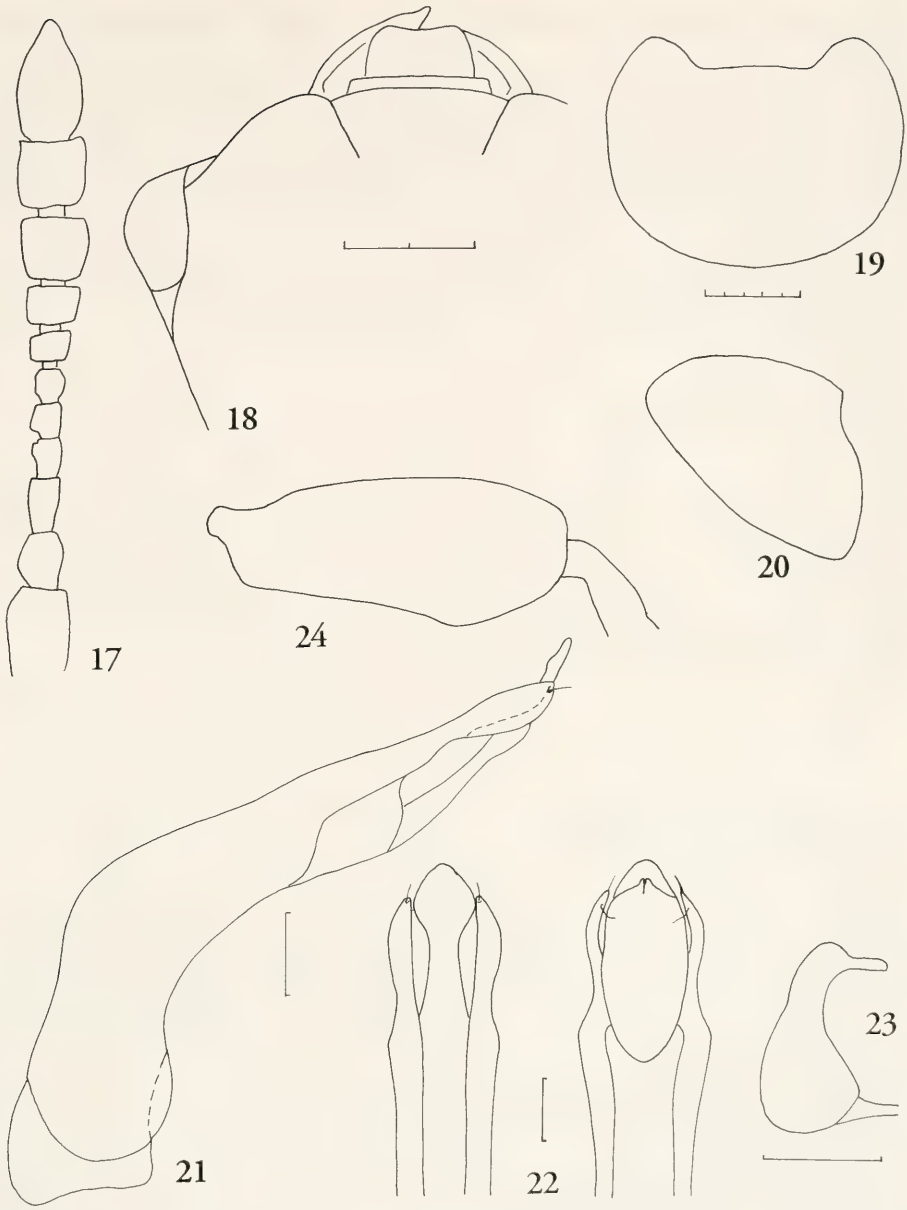
2.8. *Agathidium* (*Euryceble*) *acridulum* **n. sp.** (Figs. 17–24)

Holotype ♂: Philippines, Leyte, Lake Danao, forest edge, 500 m, 19. II.–8. III. 1991, leg. Schawaller & Trautner (SMNS).

Paratypes: Same data as holotype, 1 ♂ (SMNS), 1 ♂ and 1 ♀ (AC); – Leyte, Visca N Baybay, primary forest, 200–500 m, 22. II.–10. III. 1991, leg. Schawaller & Trautner, 1 ♂ (SMNS); – Leyte, Visca N Baybay, cultivated land, 22. II.–10. III. 1991, leg. Schawaller & Trautner, 1 ♂ (SMNS).

Description: Length 3.0–3.2 mm (holotype ♂: 3.1 mm). Dorsum dark reddish-brown, elytra in some paratypes with black veining, venter reddish-brown, mesosternum lighter; antennae with segments 7–10 darker; legs reddish-brown. Head distinctly wrinkled, pronotum with superficial microreticulation, elytra with traces of microreticulation; puncturation fine and sparse on whole dorsum.

Head: Wrinkles clear but superficial on whole dorsum; punctures small, superficial, spaced from each other by 1–20 times their own diameter. Widest at eyes (fig. 18); eyes protuberant; antero-lateral margins distinctly raised; clypeal margin weak-



Figs. 17–24. *Agathidium* (*Euryceble*) *acridulum* n. sp. – 17. Antenna; – 18. head; – 19-20. pronotum in dorsal and lateral view; – 21-22. apex of aedeagus in lateral view and dorsal/ventral view; – 23. spermatheca; – 24. male hind femora. – Scale in Figs. 17, 18, 24 = 0.2 mm, in 19, 20 = 0.5 mm, in 21, 22, 23 = 0.1 mm.

ly excavate; one large fovea and a short groove at each side of clypeus. 3rd antennal segment as long as the 2nd and shorter than 4th+5th together (fig. 17).

Pronotum: Microreticulation superficial and uniform; punctures small, superficial, as on head. 1.6 times as broad as head, moderately broader than long (W/L = 1.40) and very convex (W/H = 1.40); anterior margin weakly curved (fig. 19); lateral

outline broadly curved (fig. 20). Holotype: length 1.10 mm, width 1.54 mm, height 1.10 mm.

Elytra: Microreticulation absent, or only vague traces; punctures just a little larger than those of head, superficial, spaced from each other by 1–20 times their own diameter. As broad as pronotum, moderately broader than long (W/L = 1.10) and very convex (W/H = 1.47); lateral outline with weak humeral angle; sutural striae absent. Holotype: length 1.40 mm, width 1.55 mm, height 1.05 mm.

Metathoracic wings present, short, longer than elytra. Meso- and metasternum: median carina clear, lateral lines absent, femoral lines incomplete, short; a small tubercle between the metacoxae.

Legs: Male hind femora widened at posterior margin (fig. 24). Tarsal formula: ♂ 5-5-4, ♀ 5-4-4.

Aedeagus as in figs. 21–22.

Spermatheca as in fig. 23.

Discussion: *A. acridulum* n. sp. is very similar to *A. montuosum* Ang. & Dmz. (1993: 438, Sumatra) and *A. leytense* n. sp. in possessing a short groove at each side of clypeus; it differs from *A. montuosum* by the lesser length ratio of 3rd/2nd antennal segments, by the head entirely wrinkled and pronotum with microreticulation; from *leytense* n. sp. it differs by the lesser length ratio of 3rd/2nd antennal segments, colour of the antennae and antennal club of the three segments.

Distribution: Philippines (Leyte Island).

2.9. *Agathidium* (*Euryceble*) *leytense* **n. sp.** (Figs. 25–32)

Holotype ♂: Philippines, Leyte, Lake Danao, forest edge, 500 m, 19. II.–8. III. 1991, leg. Schawaller & Trautner (SMNS).

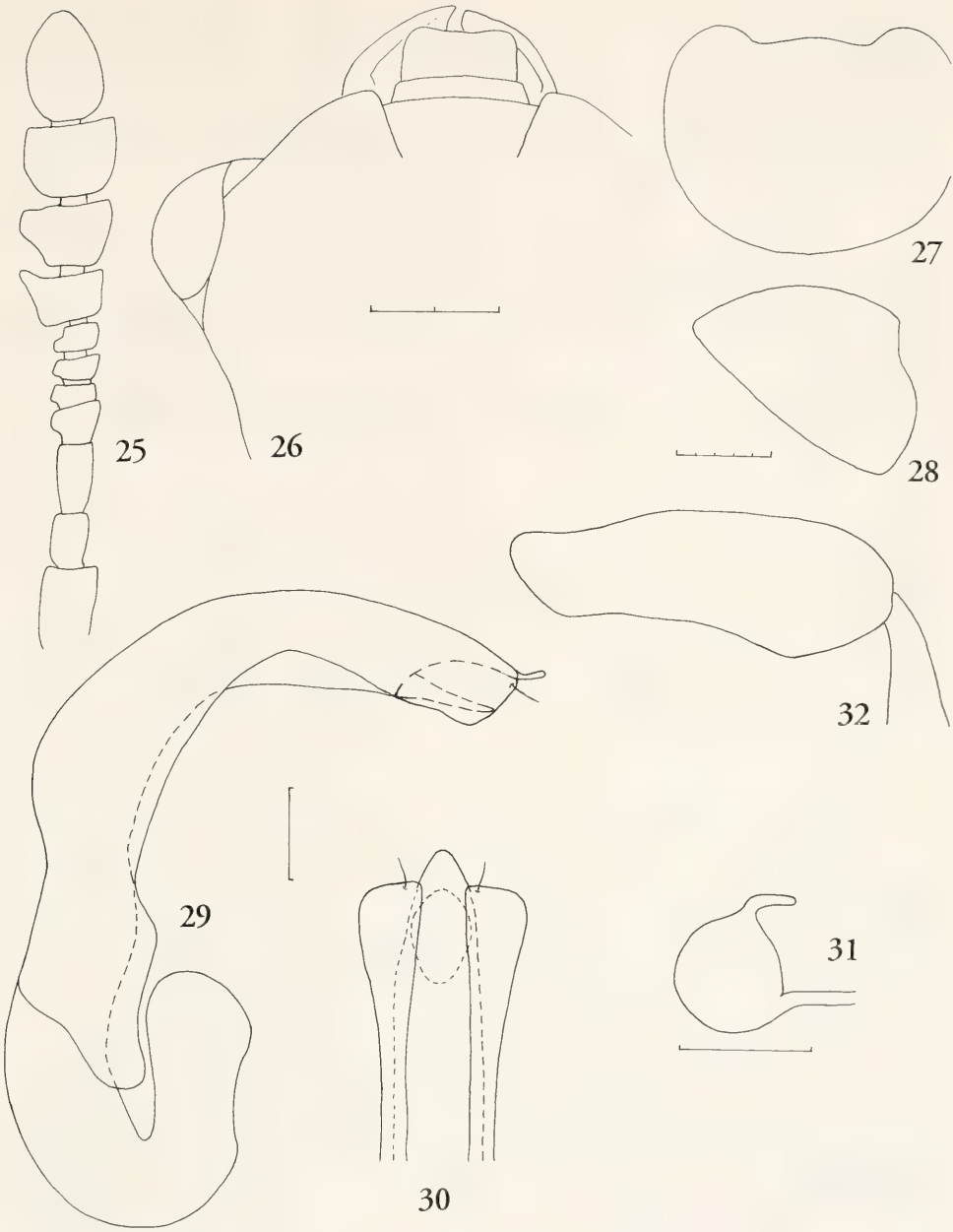
Paratypes: Same data as holotype, 1 ♂ and 4 ♀♀ (SMNS), 2 ♂♂ and 1 ♀ (AC).

Description: Length 3.10–3.35 mm (holotype ♂: 3.30 mm). Dorsum dark reddish-brown, elytra in some paratypes with black veining or black and with sides lighter, venter reddish-brown, mesosternum lighter; antennal club of 4 segments; antennal segments 4–7 or 4–9 darker; legs reddish-brown. Head distinctly wrinkled, pronotum with superficial microreticulation, elytra with traces of microreticulation; puncturation fine and sparse on whole dorsum.

Head: Wrinkles clear but superficial, more impressed on clypeus; punctures small, superficial, spaced from each other by 2–6 times their own diameter. Widest at eyes; eyes protuberant (fig. 26); antero-lateral margins distinctly raised; clypeal margin weakly excavate; one large fovea and a short groove at each side of clypeus. 3rd antennal segment 1.4 times as long as the 2nd and longer than 4th+5th together (fig. 25).

Pronotum: Microreticulation superficial and uniform; punctures small and superficial as on head but spaced from each other by 4–6 times their own diameter. 1.48 times as broad as head, moderately broader than long (W/L = 1.40) and very convex (W/H = 1.49), anterior margin weakly curved (fig. 27); lateral outline broadly curved (fig. 28). Holotype: length 1.12 mm, width 1.57 mm, height 1.05 mm.

Elytra: Microreticulation absent or only vague traces; punctures very small, superficial, spaced from each other by 6–10 times their own diameter. Slightly broader than pronotum, moderately broader than long (W/L = 1.06) and moderately convex



Figs. 25–32. *Agathidium* (*Euryceble*) *leytense* n. sp. – 25. Antenna; – 26. head; – 27-28. pronotum in dorsal and lateral view; – 29-30. apex of aedeagus in lateral and dorsal view; – 31. spermatheca; – 32. male hind femora. – Scale in Figs. 25, 26, 32 = 0.2 mm, in 27, 28 = 0.5 mm, in 29, 30, 31 = 0.1 mm.

(W/H = 1.77); lateral outline with weak humeral angle; sutural striae absent. Holotype: length 1.50 mm, width 1.60 mm, height 0.90 mm.

Metathoracic wings present. Meso- and metasternum: median carina weak, lateral lines absent, femoral lines incomplete, short; a small tubercle between the metacoxae.

Legs: Male hind femora widened at posterior margin (fig. 32). Tarsal formula: ♂ 5-5-4, ♀ 5-4-4.

Aedeagus as in figs. 29–30.

Spermatheca as in fig. 31.

Discussion: See discussion of *A. acridulum* n. sp.

Distribution: Philippines (Leyte Island).

2.10. *Agathidium* (*Microceble*) *indefinitum* Ang. & Dmz.

Agathidium (*Microceble*) *indefinitum* Angelini & De Marzo, 1993: 452.

Material: Malaysia, Sarawak, Kuching, Santubong, 26. III. 1990, leg. Riedel, 1 ♂ (SMNS).

Discussion: This new specimen agrees fully with the description of the types.

Distribution: Malaysia (Sabah, Sarawak). New record for Sarawak.

2.11. *Agathidium* (*Microceble*) *crockerense* Ang. & Dmz.

Agathidium (*Microceble*) *crockerense* Angelini & De Marzo, 1993: 458.

Material: Philippines, Leyte, Visca, N Baybay, primary forest, 200–300 m, 2.–10. III. 1991, leg. Schawaller & Trautner, 2 ♂♂ (SMNS), 1 ♀ (AC).

Discussion: These new specimens agree fully with the description of the types, except in colour of dorsum which is uniformly dark reddish-brown.

Distribution: Malaysia (Sabah), Indonesia (Sumatra, Java), Philippines. New record for the Philippines.

2.12. *Agathidium* (*Microceble*) *quadrimaculatum* Ang. & Dmz.

Agathidium (*Microceble*) *quadrimaculatum* Angelini & De Marzo, 1993: 460.

Material: Malaysia, Sarawak, Kuching, Santubong, 26. III. 1990, leg. Riedel, 1 ♂ (SMNS).

Discussion: This new specimen differs from the types in colour of dorsum, which is uniformly black, without reddish-brown spots.

Distribution: Malaysia (Sabah, Sarawak). New record for Sarawak.

2.13. *Agathidium* (*Microceble*) *abiectum* Ang. & Dmz.

Agathidium (Microceble) abiectum Angelini & De Marzo, 1993: 464.

Material: Indonesia, W Sumatra, Bukittinggi, Batang, Palupuh, 1000–1500 m, 19. X. 1991, leg. Riedel, 3 ♂♂ and 1 ♀ (SMNS), 1 ♂ and 1 ♀ (AC); – Bukittinggi, Gunong Singgalang, 2100–2600 m, 16. X. 1990, leg. Riedel, 1 ♀ (SMNS).

Discussion: These new specimens differ from the types in possessing a superficial microreticulation on head and pronotum (only traces in types); length 2.20–2.50 mm.

Distribution: Indonesia (Sumatra).

2.14. *Agathidium* (*Microceble*) *darbyi darbyi* Ang. & Coot.

Agathidium (s. str.) *darbyi* Angelini & Cooter, 1985: 132.
Agathidium (*Microceble*) *darbyi*: Angelini & De Marzo, 1986: 453.
Agathidium (*Microceble*) *darbyi darbyi*: Angelini & De Marzo, 1993: 470.

Material: Indonesia, W Sumatra, Bukittinggi, Panti, 700 m, 25.–26. X. 1991, leg. Riedel, 1 ♂ and 1 ♀ (SMNS); – Philippines, Leyte, Lake Danao, forest edge, 500 m, 19. II.–8. III. 1991, leg. Schawaller & Trautner, 2 ♂♂ and 7 ♀♀ (SMNS), 1 ♂ and 1 ♀ (AC).

Discussion: These new specimens agree fully with the description of the types.
Distribution: Indonesia (Sumatra), Malaysia (Sarawak, Sabah), Philippines.

2.15. *Agathidium* (*Microceble*) *carinense* Ang.

Agathidium (*Microceble*) *carinense* Angelini, 1992b: 205.

Material: Indonesia, W Sumatra, Bukittinggi, Batang, Palupuh, 1400–1500 m, 19. X. 1991, leg. Riedel, 1 ♀ (SMNS); – Bukittinggi, Panti, 700 m, 25.–26. X. 1991, leg. Riedel, 1 ♀ (SMNS), 2 ♀♀ (AC).

Discussion: *A. carinense* Ang. was described on the basis of a single ♀; the new specimens agree fully with the description of the type; length 3.30–3.55 mm, elytra with traces of microreticulation.
Distribution: Burma, Indonesia (Sumatra). New record for Indonesia (Sumatra).

2. 16. *Agathidium* (*Microceble*) *argutum* Ang. & Dmz.

Agathidium (*Microceble*) *argutum* Angelini & De Marzo, 1993: 470.

Material: Malaysia, Sarawak, Belaga Distr., Long Lihau, 17.–21. III. 1990, leg. Riedel, 1 ♀ (SMNS).

Discussion: This new specimen agrees fully with the description of the types.
Distribution: Malaysia (Sabah, Sarawak). New record for Sarawak.

2.17. *Agathidium* (*Microceble*) *fumosum* Ang. & Dmz.

Agathidium (*Microceble*) *fumosum* Angelini & De Marzo, 1993: 479.

Material: Indonesia, W Sumatra, Medan, Kabanjahe, Gunong Sinabung, 2000 m, 7.–8. X. 1990, leg. Riedel, 2 ♀♀ (SMNS), 1 ♂ and 1 ♀ (AC).

Discussion: These new specimens agree fully with the description of the types.
Distribution: Indonesia (Sumatra).

2.18. *Agathidium* (*Microceble*) *maculicolle* Champ.

Agathidium maculicolle Champion, 1924: 161; Hatch, 1929: 81.
Agathidium (s. str.) *maculicolle*: Angelini & De Marzo, 1985: 69.
Agathidium (*Microceble*) *maculicolle*: Angelini & De Marzo, 1986: 454.

Material: India, Uttar Pradesh, Mussorie, Rabbit Farm, 1300 m, 10. VII. 1989, leg. Riedel, 3 ♂♂ (SMNS), 1 ♂ and 1 ♀ (AC); – Mussorie, 1300 m, 9.–10. VII. 1989, leg. Riedel 1 ♂ (SMNS).

Discussion: These new specimens agree fully with the redescription of the types (Angelini & De Marzo, 1985: 69).
Distribution: India (Uttar Pradesh, Kumaon).

2.19. *Agathidium* (*Microceble*) sp. prope *laticorne* Port.

Agathidium (*Cyphoceble*) *laticorne* Portevin, 1922: 58.
Agathidium (s. str.) *laticorne*: Hatch, 1929: 66; Hlisnikovsky, 1964: 200; Angelini & De Marzo, 1983: 162.
Agathidium (*Microceble*) *laticorne*: Angelini & De Marzo, 1986: 442.

Material: India, Uttar Pradesh, Rishikesh, Laxman Bridge, 3.–4. VII. 1989, leg. Riedel, 1 ♀ (SMNS), 1 ♂ (AC); – Thailand, Amphoe Chiang Dao, Doi Chiang Dao, 1700 m, 9. I. 1989, leg., Trautner & Geigenmüller, 3 ♂♂ and 1 ♀ (SMNS), 1 ♂ and 1 ♀ (AC).

Discussion: The specimens from Thailand are similar to the types in external characters and aedeagus but they differ in shape of the spermatheca (see Angelini & De Marzo, 1989: 471, fig. 34); the ♂ of Uttar Pradesh differs in having the aedeagus narrower at the middle, the spermatheca and external characters are similar to the type.

Distribution: Pakistan, India (Assam, Meghalaya, Darjeeling, Orissa, Uttar Pradesh, Garhwal, Kumaon, Kerala, Tamil Nadu), Sri Lanka, Nepal, Bhutan, Thailand, Viet Nam, Malaysia (Malaya, Singapore, Sarawak, Sabah), Indonesia (Java, Sumatra).

2.20. *Agathidium* (*Microceble*) *saudersi* Ang. & Cooter

Agathidium (s. str.) *saudersi* Angelini & Cooter, 1986: 37.
Agathidium (*Microceble*) *saudersi*: Angelini & De Marzo, 1986: 454.

Material: Viet Nam, Vinh-Phu Prov., Tamdao, 800–1200 m, 12.–22. IV. 1986, leg. Medvedev & Golovatch, 1 ♀ (AC); – Malaysia, Malaya, Taiping, Maxwell Hill, 10. IV. 1990, leg. Riedel, 1 ♀ (SMNS).

Discussion: These new specimens agree fully with the description of the types.
Distribution: Malaysia (Malaya, Singapore), Viet Nam.

2.21. *Agathidium* (*Microceble*) *manasicum* Ang. & Dmz.

Agathidium (*Microceble*) *manasicum* Angelini & De Marzo, 1986: 445; 1989: 477; Angelini 1992a: 209.

Material: Thailand, Amphoe Chiang Dao, 1700 m, 9. I. 1989, leg. Trautner & Geigenmüller, 1 ♂ (SMNS).

Discussion: This new specimen agrees fully with the description of the types.
Distribution: India (Assam), Thailand.

2.22. *Agathidium* (*Microceble*) *infuscatum* Ang. & Dmz.

Agathidium (*Microceble*) *infuscatum* Angelini & De Marzo, 1989: 473; Angelini 1992a: 209.

Material: Thailand, Amphoe Chiang Dao, Doi Chiang Dao, 1700 m, 9. I. 1989, leg. Trautner & Geigenmüller, 1 ♂ (SMNS).

Discussion: This new specimen agrees fully with the description of the types.
Distribution: Thailand.

2.23. *Agathidium* (*Microceble*) *hammondi* Ang. & Cooter

Agathidium (s. str.) *hammondi* Angelini & Cooter, 1985: 130.
Agathidium (*Microceble*) *hammondi*: Angelini & De Marzo, 1986: 454; 1993: 487; Angelini 1992b: 212.

Material: Philippines, Leyte, Lake Danao, forest edge, 500 m, 19. II.–8. III. 1991, leg. Schawaller & Trautner, 1 ♂ and 1 ♀ (SMNS), 1 ♂ (AC).

Discussion: These new specimens agree fully with the description of the types.
Distribution: Malaysia (Singapore, Sarawak, Sabah), Indonesia (Sumatra), Philippines. New record for Philippines.

2.24. *Agathidium* (*Microceble*) *mussardi* Ang. & Dmz.

Agathidium (*Microceble*) *mussardi* Angelini & De Marzo, 1986: 449.

Material: Kerala, Thekkady, Peryar V. L. S., 2. IX. 1989, leg. Riedel, 6 ♂♂ and 4 ♀♀ (SMNS), 2 ♂♂ and 1 ♀ (AC).

Discussion: These new specimens agree fully with the description of the types.
Distribution: India (Kerala and Tamil Nadu).

2.25. *Agathidium* (*Microceble*) *andrewesi* Port.

Agathidium (*Cyphoceble*) *andrewesi* Portevin, 1907: 254; 1926: 81; 1928: 32.
Agathidium (s. str.) *andrewesi*: Hatch, 1929: 66; Hlisnikovsky, 1964: 202.
Agathidium (*Microceble*) *andrewesi*: Angelini & De Marzo, 1986: 451.

Material: India, Tamil Nadu, Kodaikanal, Munnar, 28. VIII. 1989, leg. Riedel, 1 ♂ (SMNS).

Discussion: This new specimen agrees fully with the redescription of the types.
Distribution: India (Kerala, Tamil Nadu).

2.26. *Agathidium* (*Macroceble*) *malayanum* Ang. & Dmz.

Agathidium (s. str.) *malayanum* Angelini & De Marzo, 1986: 429.

Material: Malaysia, Malaya, Cameron Highland, Gunong Jasar, 4. IV. 1990, leg. Riedel, 1 ♂ (SMNS).

Discussion: This new specimen agrees fully with the description of the types.
Distribution: Malaysia (Malaya).

2.27. *Agathidium* (*Macroceble*) *rougemonti* Ang.

Agathidium (s. str.) *rougemonti* Angelini, 1990: 250.

Material: Malaysia, Malaya, Cameron Highland, Gunong Jasar, 4. IV. 1990, leg. Riedel, 4 ♂♂ and 1 ♀ (SMNS), 1 ♂ and 1 ♀ (AC).

Discussion: These new specimens agree fully with the description of the types.
Distribution: Malaysia (Malaya).

2.28. *Agathidium* (*Macroceble*) *jaccoudi* Ang. & Dmz.

Agathidium (s. str.) *jaccoudi* Angelini & De Marzo, 1986: 429; Angelini, 1990: 242.

Material: Malaysia, Malaya, Fraser's Hill, 17. IV. 1989, leg. Riedel, 1 ♀ (SMNS).

Discussion: This new specimen agrees fully with the description of the types.
Distribution: Malaysia (Malaya).

3. References

Angelini, F. (1990): New species and records of *Agathidium* from Malaysia (Malaya) and the Philippines. – Coleopts Bull., **44**: 241–254; Dryden.
– (1992a): *Agathidium* raccolti in Thailandia dal Dr P. Schwendinger con descrizione di 4 nuove specie (Coleoptera, Leiodidae). – Revue suisse Zool., **99**: 201–209; Genf.
– (1992b): *Agathidium* di Sumatra e Birmania conservati nel Museo Civico di Storia naturale di Genova e descrizione di 9 nuove specie. – Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria, **89**: 199–218; Genova.

Angelini, F. & J. Cooter (1985): Studies on Anisotomini (Coleoptera, Leiodidae) of Sarawak. – Sarawak Mus. J., **34**: 125–143; Sarawak.

– & – (1986): New species and records of the genus *Agathidium* Panzer (Coleoptera, Leiodidae) from South-East Asia. – Entomologist's mon. Mag., **122**: 37–41; London.

Angelini, F. & L. De Marzo (1981): Reports of *Agathidium* from Himalaya: expeditions of Basel Natural History Museum and Prof. H. Franz (Coleoptera, Leiodidae). – Ent. basiliensia, **6**: 187–294; Basel.

– & – (1983): New species and records of *Agathidium* from Himalaya: expeditions of Basel Natural History Museum (Coleoptera, Leiodidae). – Ent. basiliensia, **8**: 153–164; Basel.

– & – (1985): Reports of *Agathidium* from Central Nepal and North India: expeditions 1979 and 1981 of Geneva Natural History Museum (Coleoptera, Leiodidae). – Revue suisse Zool., **92**: 33–76; Genf.

– & – (1986): *Agathidium* from India and Malaya: expedition of Geneva Natural History Museum (Coleoptera, Leiodidae). – Revue suisse Zool., **93**: 423–455; Genf.

– & – (1989): *Agathidium* from Thailand: expedition 1985 of the Geneva Natural History Museum (Coleoptera, Leiodidae, Anisotomini). – Revue suisse Zool., **96**: 459–478; Genf.

– & – (1993): *Agathidium* from Sumatra, Java and Borneo (Coleoptera, Leiodidae, Anisotomini). – Revue suisse Zool., **100**: 425–493; Genf.

Angelini, F. & S. L. Stephenson (1990): *Agathidium* collected in north western India with description of *Agathidium shimlense* n. sp. (Coleoptera Leiodidae). – Boll. Soc. ent. ital. **122**: 119–122; Genova.

Champion, G. C. (1924): Some indian Coleoptera. – Entomologist's mon. Mag., **60**: 161; London.

Hatch, M. H. (1929): Leiodidae, Clambidae. – Coleopterorum Catalogus, **105**: 1–100; Berlin.

Hlisnikovsky, J. (1964): Monographische Bearbeitung der Gattung *Agathidium* Panzer. – Acta ent. Mus. natn. Pragae (Suppl.), **5**: 1–255; Prag.

Portevin, G. (1907): Description de Silphides et Liodides nouveaux. – Bull. Soc. ent. Fr., **1907**: 251–255; Paris.

– (1926): Les Liodidae de l'Inde. – Encycl. ent., **1**: 75–83; Paris.

– (1928): Description d'un nouvel *Agathidium* des Iles de la Sonde. – Treubia, **10**: 31–32; Buitenzorg.

Author's address:

Fernando Angelini, S. S. 7 per Latiano, Km 0.500, I-72021 Francavilla Fontana (Brindisi), Italy.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QH
5
S932
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 547	5 S.	Stuttgart, 30. 10. 1996

Caenis nishinoae, a New Species of the Family Caenidae from Japan (Insecta: Ephemeroptera)

SMITHSONIAN
NOV 12 1997
LIBRARIES

By Peter Malzacher, Ludwigsburg

With 3 figures

Summary

A new *Caenis*-species from Lake Biwa (Honshu Island, Japan) is described. *Caenis nishinoae* **spec. nov.**, of which all developmental stages are known, is closely related to the *pseudorivulorum-pusilla*-group.

Zusammenfassung

Vom Biwa-See (Insel Honshu, Japan) wird eine neue *Caenis*-Art beschrieben. *Caenis nishinoae* **spec. nov.** ist nahe verwandt mit den Arten der *pseudorivulorum-pusilla*-Gruppe. Alle Entwicklungsstadien der neuen Art sind bekannt.

1. Introduction

We know little about the Caenidae of Japan. Gose (1970) mentioned *Brachicercus japonica* but this species does not appear in the revision of the genus by Soldan (1986). From the genus *Caenis* there are only two different forms of larvae described but not named. Neither of them is identical with the prensently described species from Lake Biwa.

2. Description of *Caenis nishinoae* **spec. nov.**

Material

Holotype ♂ (micro-slide): Japan, Lake Biwa, 13. IX. 1986; leg. M. Nishino (Natural History Museum London).

Further material: 40 ♂♂, 4 ♀♀ and 20 larvae of different stages, Japan, Lake Biwa, 1986; leg. M. Nishino (author's collection).

Male

Body length: 2.3–2.8 mm; wing length: 1.9–2.3 mm; length of fore leg: 1.9–2.2 mm. Ratio of fore femur : fore tibia = 0.46–0.59; ratio of fore tibia : fore tarsus = 1.31–1.74 (very variable: specimens with long tibiae have short tarsi and vice

versa); ratio of fore leg : hind leg = 1.80–2.02; ratio of first segment of the fore tarsus : 2nd : 3rd : 4th : 5th = 4.5–5.3 : 2.2–2.7 : 1.6–1.7 : 1.0–1.3; the segments 1+2 are longer than the segments 3+4+5; the segment 2 nearly as long as the segments 3+4+5, sometimes a little longer. Cerci ±2.2 and terminal filament ±3.2 as long as the body.

Coloration of chitinous layers: head, fore femora, meso- and metathorax light brownish yellow; scutellum and anterior parts of the mesopleura a little darker. Other parts light yellow or white.

Epidermal pigmentation as in fig. 2 but variable. Besides the spots on the vertex, the margin of the pronotum and the pattern of abdominal segments 1 and 2 the pigmentation is sparse.

Base of the antennal bristle dilated; dilated part as long as or a little longer and about a third the width of the pedicellus (fig. 1d). Apical ends of the segments 2–4 of the fore tarsus ventrally widened and densely covered with fine-bristles. Sclerotized triangle of the prosternum with concave sides, frontally open (fig. 1e). Lateral filaments of the abdominal segments short or very short, often invisible.

Genitalia as in fig. 1a, b: penis with short, rounded lobes and a deep ventral furrow, basally with a sacshaped structure of condensed tissue. Caudal part of the styliger sometimes prolonged backwards (fig. 1b). Forceps as in fig. 1c, with an apical spine consisting of bristles almost completely joined together. Forceps and genitalsclerites pale.

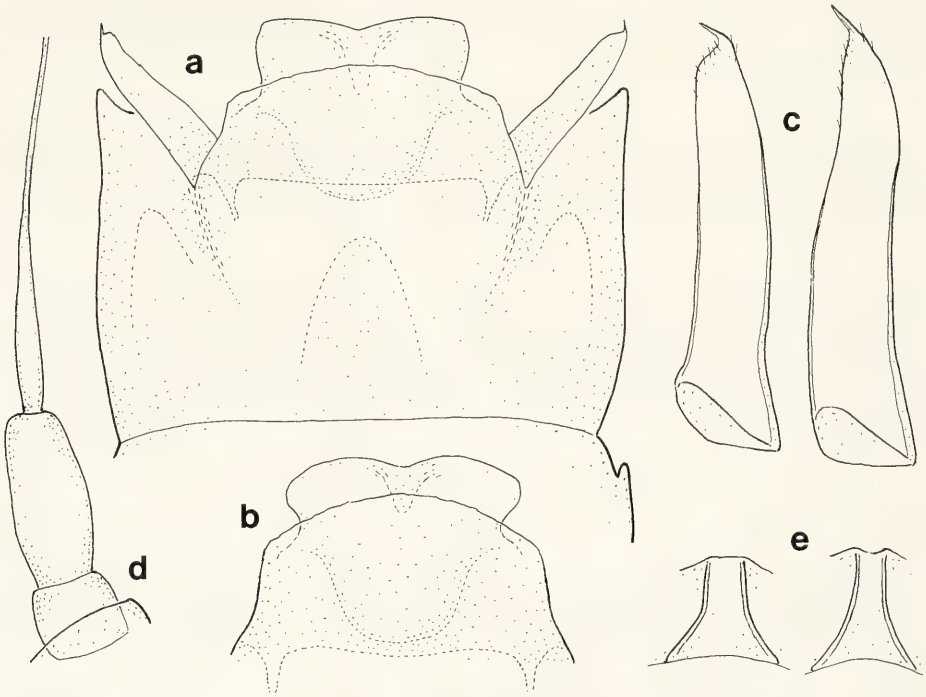


Fig. 1. *Caenis nishinoae* spec. nov.; male. – a. 9th sternite with genitalia; – b. genitalia of another specimen; – c. forceps; two different shapes; – d. antenna: scape, pedicel and base of flagellum; – e. sternal triangle; two different shapes.

Fig. 2. *Caenis nishinoae* spec. nov.; male; pattern of the epidermal pigmentation; left half of head, thorax and abdomen.

Female

Body length: 3.0–3.5 mm; wing length: 2.4–2.8 mm.

The coloration is similar to that of the males. The epidermal pigmentation is more intense, however, especially that of the abdominal tergites that has a homogenous dark color, as a rule without median lightening.

Base of the antennal bristle is a little dilated. Prosternal triangle broader than in the males, with very thin lateral borders.

Eggs

Only one flat epithema with large terminal knobs. The micropyle is quite short and broad, a little widened at its open end. Surface of the chorion with a fine and dense granulation.

Nymph

Body length of male: 2.8–3.4 mm. Body length of female: ± 4.5 mm.

Coloration of the chitinous layers light brown with pale spots and lines: a pale line between the lateral ocelli, a median longitudinal spot on the vertex and a round one in front of the frontal ocellus; two spots on each side of the pronotum that may run together; two irregular lightenings in front of the wingbases and two interrupted longitudinal lines between them shaped like exclamation marks. Legs pale with distal brown areas, fore tibiae brown.

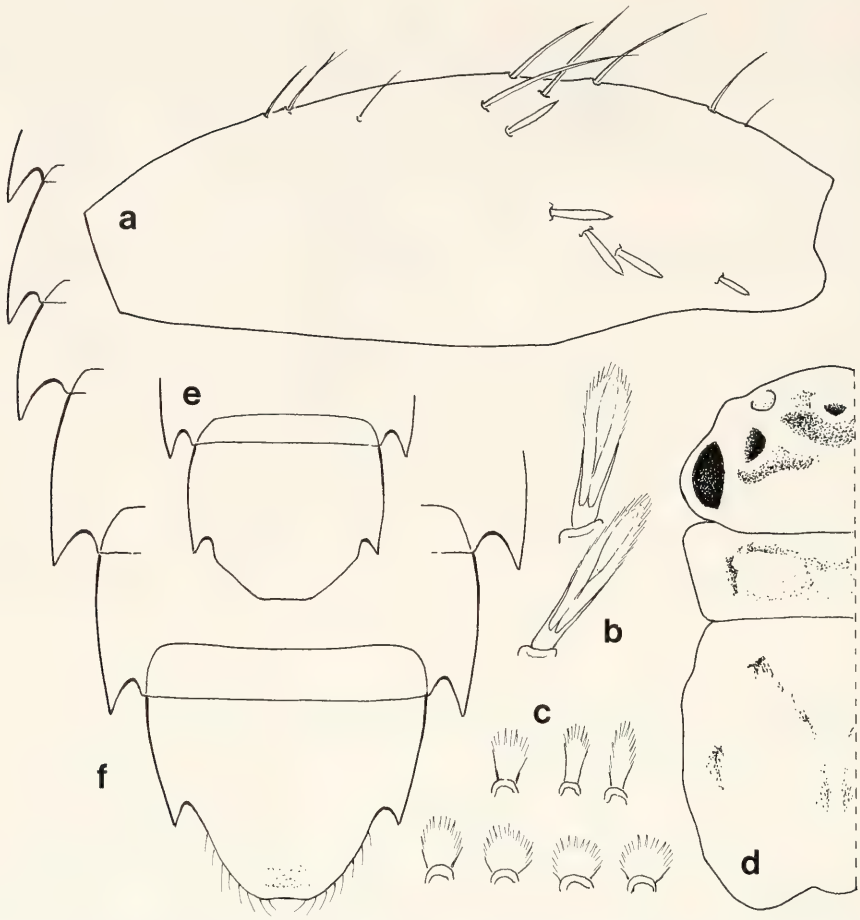


Fig. 3. *Caenis nishinoae* spec. nov.; nymph. – a. Arrangement of the spines on the fore femur; – b. spines from the transversal row running across the fore femur; – c. microtrichia from the underside of the second gill; *lower row*: from the median part; *upper row*: from the apical part; – d. epidermal pigmentation of a young larva: head and thorax; – e. shape of the 9th sternite of a male nymph; – f. outline of the abdomen of a female nymph, shape of the 9th sternite.

Epidermal pigments sparse; in young larvae clearer, as in fig. 3d, with large diffuse spots on each side of the abdominal tergites.

Second segment of the labial palpus measured along the central line one and a half to one and three quarters times the length of the third. Sides of the pronotum more or less diverging to the front, straight or very slightly concave. A row of five to seven spines divided into two groups runs diagonally across the fore femur (fig. 3a). The inner group consists of short and broad spines (fig. 3b), the outer one of longer and pointed spines. In some cases, especially in female nymphs, the short spines are slenderer than in the figure. Claws of fore and middle legs on the inner basal margin with small teeth, claws of the hind legs with a line of micro-teeth. Fore and middle tarsus with one row of spines on the inner margin; hind tarsus with two rows of different length, the spines of the shorter one with many sharp projections. Outline of

the abdomen as in fig. 3f. 9th sternite caudally truncate with hind margin straight or a little concave (fig. 3e, f) and a broad shagreen field consisting of irregular rows of small teeth or tubercles. The row of microtrichia on the underside of the second gill (gillcover) consists of round microtrichia in its middle part that become smaller and broader to the base and longer and narrower to the apical end (fig. 3c).

3. Relationships

There are close relationships to the species of the *pseudorivulorum* and the *pusilla*-group based on the following characters: male forceps with a spine consisting of small bristles almost completely joined together as in *C. pusilla* and the eastern Palaearctic species *C. jungi, C. amurensis* and *C. macronyx*; penis lobes short and more or less rounded as in the latter two species and in *C. pseudorivulorum* and *C. beskidensis*. – Eggs with only one epithema. There are only a few *Caenis* species with this feature e. g. *C. pusilla, C. pseudorivulorum* and *C. beskidensis*. (As far as I know the eggs of the eastern Palaearctic species are undescribed.) – Nymph: 9th sternite truncate with hind margin straight or more or less convex, as in all above mentioned species. These groups are distributed all over the Palaearctic region.

4. Acknowledgments

I wish to thank Dr. Machiko Nishino from the Lake Biwa Research Institute (Otsu) and Dr. Norio Kobajashi (Tokyo) for placing the material for this study and some Japanese publications at my disposal.

5. References

Braasch, D. (1980): Eintagsfliegen, gesammelt von R. Jung und A. Müller in Mittelasien (UdSSR) (Ephemeroptera). – Reichenbachia **18**: 103–107; Dresden.

Gose, K. (1970): Ephemeroptera. – *In:* Tsuda, M. (ed.): Aquatic entomology. – 2nd ed., pp. 6–24; Tokyo. [in Japanese]

Kluge, N. Yu. (1985): On the Middle-Asian species of the genus *Caenis* (Ephemeroptera, Caenidae). – Zool. Zh. **64**: 1586–1588; Moscow. [in Russian]

– (1987): Two new *Caenis* species (Ephemeroptera, Caenidae) of the lower river Amur. – Vestn. leningr. Univ. Biol. **3**: 91–94; Leningrad. [in Russian]

Malzacher, P. (1984): Die europäischen Arten der Gattung *Caenis* Stephens (Insecta: Ephemeroptera). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) **373**: 1–48; Stuttgart.

Soldan, T. (1986): A revision of the Caenidae with ocellar tubercles in the nymphal stage (Ephemeroptera). – Acta Univ. Carol. (Biologica) **5–6**, (1982–1984): 289–362; Praha.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Peter Malzacher, Friedrich-Ebert-Str. 63, D-71638 Ludwigsburg.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QH
5932

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 548	19 S.	Stuttgart, 31. 12. 1996

The Click-Beetles of North Ossetia, Caucasus: Fauna, Habitat Distribution, and Biogeography (Coleoptera: Elateridae)

SMITHSONIAN
NOV 12 1997
LIBRARIES

By Lyubomir D. Penev, Sofia and Sergei K. Alekseev, Moscow

With 1 figure and 4 tables

Summary

The click-beetle fauna of North Ossetia, North Caucasus, is revised based both on extensive materials and a critical review of literature data. The fauna of North Ossetia comprises 82 species, 74 being present in our materials and 8 included from reliable literature sources. The occurrences of additional 4 species are doubtful and require confirmation. Further 8 species have erroneously been recorded for the fauna of North Ossetia. 16 species are new to the fauna of North Ossetia. The proportion of both European and Euro-Siberian species increases with altitude, whereas the Mediterranean (in wider sense) forms predominate in the northern lowland of the country. The species endemic/subendemic to the Caucasus constitute the bulk of the fauna of the middle-mountain forest belt. The endemics occupy almost all major habitat types of North Ossetia except for the alpine meadows and shingle beds along rivers; their proportion, however, is remarkably higher in broadleaved mesophilous forests.

Zusammenfassung

Die Schnellkäferfauna Nord-Ossetiens (Nordkaukasus) wird auf Grund umfangreichen Materials und kritischer Literatursichtung revidiert. Insgesamt sind 82 Schnellkäferarten in Nord-Ossetien bekannt, davon liegen 74 Arten in unserem Material vor und 8 weitere basieren auf zuverlässigen Quellenangaben. Das Vorkommen von 4 weiteren Arten ist zweifelhaft und 8 Arten sind bislang irrtümlich gemeldet. Neu für die Fauna Nordossetiens sind 16 Arten. Der Anteil der europäischen und eurosibirischen Arten nimmt mit zunehmender Meereshöhe zu, während die mediterranen Arten in den nördlichen Ebenen des Landes überwiegen. Die für den Kaukasus endemischen/subendemischen Arten stellen den überwiegenden Anteil im mittleren Waldgürtel. Die endemischen Arten leben in fast allen Habitattypen mit Ausnahme alpiner Matten und der Kies- und Sandufer der Flüsse; ihr Anteil ist aber merklich höher in den mesophilen Laubwäldern des mittleren Gebirgsgürtels.

Contents

1. Introduction 3
2. Material 4
3. Habitat distribution and biogeography 9

3.1. Taxonomical composition 9
3.2. Zoogeographical structure 9
3.3. Range disjunctions and vicariance 10
3.4. Ecological structure of the click-beetle fauna 11
3.5. Distribution over major habitat types 12
4. Faunogenesis 14
5. Acknowledgments 17
6. References 17

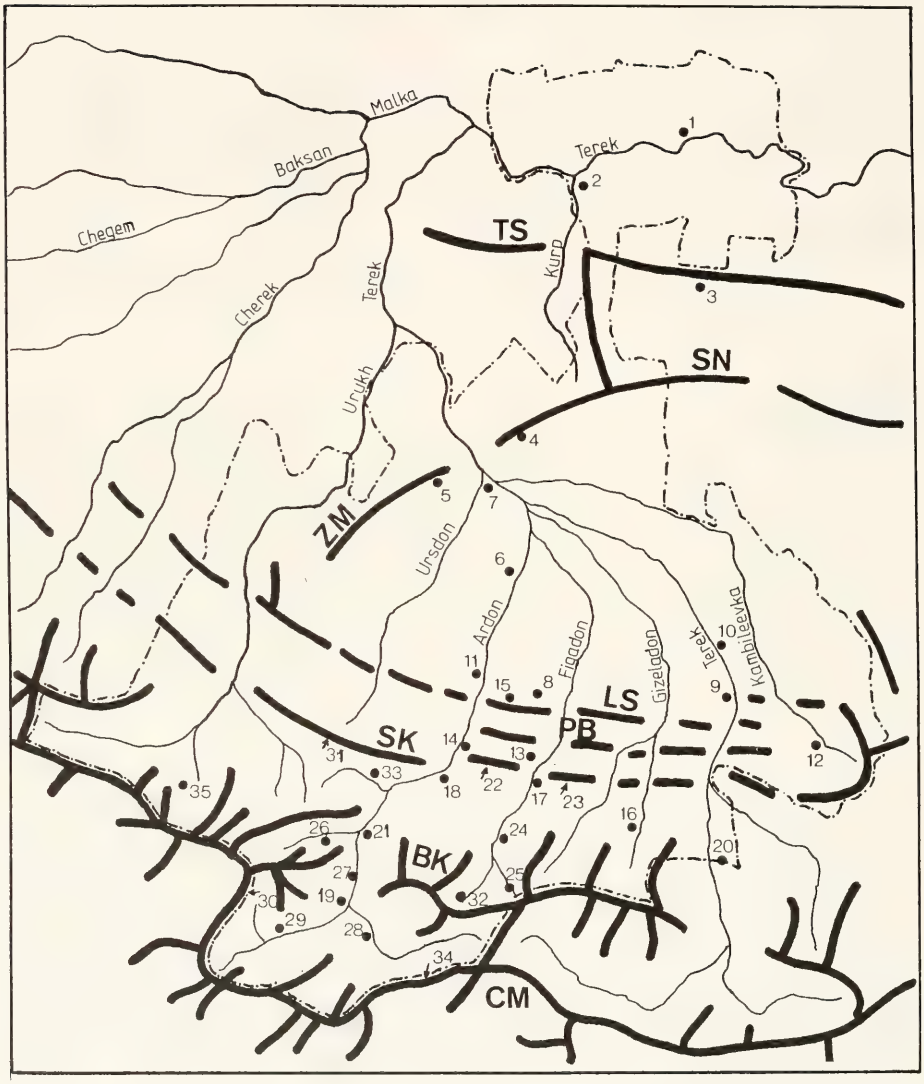


Fig. 1. Schematic map of North Ossetia and distribution of the study sites. For numbers identifications of the localities see Table 1. Mountain Ranges: *TS* = Terskiy; *ZM* = Zmeiskiye Gory („Snake Mountains"); *SN* = Sunzhenskiy; *LS* = Lesistyi („Woody"); *PB* = Pastbishnyi („Pasturable"); *SK* = Skalistyi („Rocky"); *BK* = Bokovoi („Lateral"); *CM* = Caucasus Major.

1. Introduction

North Ossetia is situated on the northern macroslope of the central Caucasus. This small country about 8,000 square km in area is characterized by exceedingly diverse natural conditions. It comprises all altitudinal belts of the central Caucasus ranging from the steppe zone around Mozdok (90–120 m a.s.l.) to the glaciers of the highest mountains. Five main mountain ranges form the relief of North Ossetia – Lesistyi („Wooded"), Pastbishnyi („Pasturable"), Skalistyi („Rocky"), Bokovoi („Lateral"), and Glavny („Major") (Fig. 1). The highest mountain top is Uilpata (4,638 m) but there are many other peaks over 3,000 m supporting typically alpine habitats.

The territory of North Ossetia is divided into six geographical regions (Nardodetskaya, 1980; Tab. 1.). The northern lowland part along Terek River forms the Tersko-Kumskaya Plain recently converted from steppe biotops to agricultural land.

Table 1. Characteristics of localities. – *Abbreviations* (geographical regions): *TER* = Tersko-Kumskaya Plain, – *SUN* = Tersko-Sunzhenskiy region, – *NAK* = Naklonno-Osetinskaya Plain, – *MID* = Middle-mountain cuestal region, – *ARI* = Mountain arid basins, – *HIG* = High-mountain crystalline shifts.

No on map	Locality	Elevation (m.a.s.l.)	Region
1	Environs of Mozdok – Oktyabrskii, Komarovo, Kievskaya	90–140	TER
2	Sukhotskoye near confluence of rivers Kurp and Terek	100–135	TER
3	Voznesenskoye on Terskiy Mt. Range	350–500	SUN
4	Zek Mt., Sunzhenskiy Mt. Range, between Elkhotovo & Zamankul	450–780	SUN
5	Zmeiskiye Mts near villages Krasnogor and Zmeiskaya	450–680	SUN
6	Environs of Ardon near village Ramanovo	500–550	NAK
7	Bekan, mouth of Urs-don River	370–450	NAK
8	Khataldon village, middle flow of Khataldon River	600	NAK
9	Environs of Vladikavkaz (= Ordzhonikidze)	650–670	NAK
10	Mikhailovskoye 10 km N of Vladikavkaz	580–600	NAK
11	Alaghir	640–780	NAK
12	Tarskoye 10 km WSW Vladikavkaz	800–1000	MID
13	Kats in Kartsinskoye Valley, Pastbishchnyi Mt. Range	780–1000	MID
14	Shubi south of Tamisk	730–1100	MID
15	Suadagh, middle flow of Suadagh River	700–1000	MID
17	Environs of Fiagdon	900–1500	ARI
18	Environs of Zintsar and Mizur	900–1200	ARI
19	Environs of Zaramagh	1750–2850	ARI
20	Between Lars & Aramkhi, middle flow of Terek River	850–960	ARI
21	Buron, mouth of Tsei-don River	1300–1400	HIG
22	Kariu-khokh Mt., Skalistyi Mt. Range	2000–3200	MID
23	Tbau-khokh Mt., Skalistyi Mt. Range	2000–2600	MID
24	Kharisdzhin, middle stream of Fiagdon River	1500–1600	ARI
25	Dzamarash-kom Valley	2000–2500	HIG
26	Tsei Valley	1450–3200	HIG
27	Uiltsa, Kassarskoye Valley, between Zaramagh and Buron	1570–1700	HIG
28	Nar, Lya-kom Valley, above village Zaramagh	2000–2800	HIG
29	Upper reaches of Mamison-don River near Lisri and Kalaki	2200–3000	HIG
30	Mamisonskii Pass (northern slope)	2400–2850	HIG
31	Kion-khokh Mt., Skalistyi Mt. Range	2200–3200	HIG
32	Khilak, upper reaches of Bughilty-kom Valley	2300–3100	HIG
33	Sadon and Verkhnii Zgit, Ardon River Basin	1500–2000	ARI
34	Rokskii Pass near village Zaki	2000–2900	HIG
35	Raiskiye Polyany, Karaugom Valley, upper reaches of Urukh	2400–3400	HIG

Two ridges situated immediately south of this plain are included in the Tersko-Sunzhenskii region and are characterized by a forest-steppe type of vegetation. A third region, the Naklonno-Osetinskaya Plain, is situated north of the Lesistyi Range along the middle flow of Terek River and its tributaries, Ursdon, Ardon and Fiagdon, between 400–700 m a.s.l. The mountainous parts of North Ossetia are shared by three regions – the middle-mountainous cuestal, high-mountainous crystalline shifts, and mountainous arid basins.

The natural vegetation of North Ossetia (Amirkhanov et alii, 1988; see also Tab. 1) is formed by lowland and mountainous steppes, mountainous xerophytic communities, floodland and foothill broad-leaved forests dominated by oak, middle-mountainous beech forests, mountainous pine and birch forests, subalpine and alpine *Rhododendron* elfin woods, subalpine and alpine meadows, petrophilous and periglacial vegetations. Remarkable is the absence of humid spruce forests characteristic of the northwestern Caucasus.

The beetle fauna of the Caucasus has long been known as the object of intensive investigations (Schneider & Leder, 1878; Radde, 1899). Concerning the click-beetles (Elateridae), comprehensive faunistic reviews exist, however, only for Transcausasia, i. e. Armenia (Mardzhanian, 1987), Azerbaijan (Agaev, 1988), and partly Georgia (Chantladze, 1983). The northern macroslope of the Caucasus seems to be less known despite the extensive collecting efforts which have mainly resulted in several scattered records and descriptions of new species.

The click-beetle fauna of the northwestern region of the Caucasus (Kuban) has been reviewed by Stepanova (1969) but the number of species (50) mentioned in that paper is certainly far lower than the real diversity to be expected. In a paper devoted to the click-beetle fauna of Kabarda-Balkaria, another central Caucasian republic, Nefedov (1961) recorded 39 species, of which 14 were clearly based on misidentifications.

The fauna of North Ossetia is somewhat better known in comparison with the adjacent northern Caucasian countries due to the work of Chopikashvili (1973) where 73 species have been recorded. Despite its doubtless importance, that paper, however, has some essential lapses: the geographical region from where her materials originated is not precisely defined, there are no localities for each species and, in addition, some species are recorded from doubtful or erroneous determinations.

Since 1982, one of us (SA) has started a thorough survey of land invertebrates covering almost all the territory of North Ossetia (Fig. 1, Tab. 1). The aim of this paper is to summarize new data on the species composition, habitat preferences and vertical distributions of the click-beetles in North Ossetia sampled during 9 collecting years.

2. Material

The present paper is based mostly on original materials although literature data and museum collections have also been taken into account. The majority of the materials were sampled by the authors and are mainly preserved in our collections, with a representative part shared with the collection of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. A comprehensive list of species is given in Table 2. The data on each species are ordered in Table 2 in the following way: (1) literature data on the distribution of the species in North Ossetia; (2) localities in North Ossetia where the species has been found according to our materials; (3) summary of the vertical distribution; (4) habitat preferences; (5) major type of distribution pattern and (6) general geographical distribution. The distributional data are taken mostly from Gurjeva (1979, 1989) and Dolin (1982, 1988) as well as from numerous other literature sources.

Table 2. Distribution over regions, habitat preferences and zoogeographical characteristics of click-beetle species of North Ossetia*). – *Literature sources* = sequential numbers of the publications where a certain species is mentioned from North Ossetia*); – *Localities* = sequential numbers of localities of the materials collected/checked by the authors; – *Vertical distribution* = species altitude range [m] based on the authors' materials alone; – *Habit. pref.* = habitat preference*); – *Distr. patt.* = major type of distribution pattern*); – *Geographical distribution* = detailed zoogeographical distribution*). –
*) For explanation of the abbreviations see the legend below the table.

No		Literature sources	Localities (see Fig. 1, Tab. 1)	Vertical distribution	Habit. pref.	Distr. patt.	Geographical distribution
1.	*Agrypnus murinus* (L.)	3	–	–	EU	ES	Holarctic
2.	*Compsolacon crenicollis* (Mén.)	1, 3	5, 7, 11, 17, 18, 24	350–1400	IZ	PT	EMed-Cauc
3.	*Lacon punctatus* (Hbst.)	3	–	–	FO	MD	Submed-Cauc
4.	*L. lepidopterus* (Panz.)	3	–	–	FO	EU	Eur-Cauc-WSib
5.	*Drasterius bimaculatus* (Rossi)	3	1, 7	90–450	EU	MD	Submed-Pont-MAsia
6.	*D. atricapillus* (Germ.)	–	1, 7	90–450	IZ	TU	EPont-MAsia
7.	*Aelosomus rossii* (Germ.)	3	1	90	EU	PT	EMed-Pont-MAsia
8.	*Aeloderma crucifer* (Rossi)	3	1	90	IZ	MD	Med-Pont-MAsia
9.	*Zorochros meridionalis* (Lap.)	3	7, 11	350–750	IZ	EU	WEur-Cauc-AMin
10.	*Z. flavipes* (Aubé)	3	29	2450	IZ	EU	WEur-Cauc
–	*Z. dermestoides* (Hbst.)	3	–	–	IZ	EU	WEur
11.	*Z. quadriguttatus* (Lap.)	–	7, 26	350–2300	IZ	EU	WEur-Cauc
12.	*Z. ibericus* (Franz)	–	7	350–450	IZ	MD	SEur-Cauc
13.	*Z. murinus* (Rtt.)	–	7, 11	350–700	IZ	TU	Cauc-MAsia
14.	*Quasimus minutissimus* (Germ.)	3	19	2000	FO	EU	WEur-Cauc-AMin
15.	*Hypnoidus rivularius* (Gyll.)	3	22, 26, 32	200–3200	ME	ES	Eur-Sib-Cauc
16.	*Cidnopus minutus* (L.)	3	1, 4, 7, 8, 14, 17, 18, 19, 26, 27	90–2200	FO	EU	Eur-WSib-Cauc-AMin
17.	*Stenagostus rosti* (Schw.)	–	11, 14	600–850	FO	CA	Cauc
–	*Hemicrepidius carbonarius* (Step.)	3	–	–	FO	CA	Cauc
18.	*Athous niger* (L.)	3	–	–	EU	EU	Eur-WSib-Cauc-AMin
19.	*A. kobchidzei* Dol. & Tchantl.	–	11, 14	600–850	FO	CA	Cauc
–	*A. vittatus* (F.)	3	–	–	FO	EU	Eur-?Cauc-AMin
20.	*A. iristonicus* Dol.	2	5, 8, 11, 13, 14, 15, 17, 18, 21, 26, 27, 28	450–2800	EU	CA	Cauc

Table 2 (continued)

No		Literature sources	Localities (see Fig. 1, Tab. 1)	Vertical distribution	Habit. pref.	Distr. patt.	Geographical distribution
21.	*A. subfuscus* (Mull.)	3	19, 22, 26, 27, 28, 34	850–2700	FO	EU	Eur-WSib-Cauc-AMin
-	*A. utschderensis* Rtt.	3	–	–	?	CA	Cauc
22.	*A. circassicus* Rtt.	3	–	–	EU	CA	Cauc
23.	*Crepidophorus cavatus* (Cand.)	3	1, 3, 4, 5, 7, 11	100–650	FO	CA	Cauc-AMin
24.	*Aplotarsus angustulus* (Kiesw.)	–	23	2350	ME	EU	WEur-Cauc
25.	*Hypoganus stephanovi* Den.	3	21, 26, 27	1500–1700	FO	CA	Cauc
26.	*Prosternon tesselatum* (L.)	3	1, 3, 4, 8, 11, 18, 19, 26, 28	90–2500	FO	ES	Holarctic
27.	*Anostirus purpureus* (Poda)	3	16, 26	1700–2000	FO	EU	Eur-WSib-Cauc
28.	*A. trivialis* Gur.	–	17	1300	?	CA	Cauc
–	*Selatosomus aeneus* (L.)	3	–	–	EU	ES	Eur-Sib-AMin
29.	*S. caucasicus* (Mén.)	7	14, 18, 17, 19, 24, 26, 27,	1050–2750	ME	CA	Cauc
30.	*S. melancholicus* (F.)	3	19, 22, 26, 28, 29, 35	2400–3100	EU	ES	Eur-Sib-Cauc-MAsia
31.	*S. latus latus* (F.)	3	1, 2, 3, 4, 5, 7, 10, 18, 19	90–1800	ST	SP	South-Palaearctic
32.	*S. alekseevi* Dol. & Pen.	6, 7	17, 18, 22	900–2600	ST	CA	Cauc
33.	*Denticollis flabellatus* (Rtt.)	3	11, 15	600–900	FO	CA	Cauc
34.	*D. parallelocollis* (Aubé)	3	11, 14, 15, 20	600–1100	FO	CA	Cauc-AMin
35.	*Megapenthes lugens* (Redt.)	3	11	650	FO	EU	WEur-Cauc-NAfr
36.	*Procraerus carinifrons* Desbr.	3, 5	4, 5	500–650	FO	CA	Crim-Cauc
37.	*Ampedus melanotoides* (Rtt.)	3	2	100	FO	CA	Cauc
38.	*A. rufipennis* (Steph.)	3	–	–	FO	EU	WEur-Cauc
39.	*A. koenigi* Sem.	3	1, 7, 11	90–800	FO	CA	Cauc
40.	*A. hirticollis* (Sem.)	3	3, 4, 11, 18	400–1100	FO	CA	Cauc-AMin
–	*A. praeustus* (F.)	3	–	–	FO	ES	Eur-MSib-Cauc
41.	*A. ganglbaueri* (Rtt.)	3	–	–	FO	CA	Cauc
42.	*A. circassicus* (Rtt.)	3, 4	1, 4, 13	90–1000	FO	CA	Cauc
43.	*A. coenobita* (Costa)	–	1, 4, 11, 27	90–1500	FO	PT	EMed
44.	*A. ochropterus* (Germ.)	3, 4	1, 11, 27	90–1500	FO	MD	SEur-Cauc-AMin
45.	*A. auranticulus* (Rtt.)	3	11, 18	650–1000	FO	CA	Cauc
46.	*A. sanguinolentus* (Schrnk.)	3	1	90	FO	ES	Eur-Sib-Cauc

Table 2 (continued)

No		Literature sources	Localities (see Fig. 1, Tab. 1)	Vertical distribution	Habit. pref.	Distr. patt.	Geographical distribution
47.	*A. pomonae* (Steph.)	3	1	90	FO	ES	Eur-Sib-Cauc
48.	*A. pomorum* (Hbst.)	3	1, 3, 4, 5, 11	90–750	FO	ES	Eur-Sib-Cauc-AMin
49.	*A. elongatulus* (F.)	3	1, 4	90–700	FO	EU	Eur-Cauc-AMin
50.	*A. wachtangi* Dol.	3, 4	11, 13	650–800	FO	CA	Cauc
51.	*A. erythrogonus* (Mull.)	3	12, 13	800–900	FO	EU	Eur-Cauc
52.	*Elater ferrugineus* L.	3	–	–	FO	EU	Eur-Cauc-AMin
53.	*Melanotus castanipes* (Gyll.)	–	5, 11, 14, 26, 27	450–2000	FO	ES	Holarctic
54.	*M. rufipes* (Hbst.)	3	11	650	FO	EU	Eur-WSib-Cauc-AMin
55.	*M. brunnipes* (Germ.)	3	1, 3, 4, 5, 7, 8, 10, 14, 17, 18, 21	90–1500	EU	EU	Eur-Cauc-AMin
56.	*M. tenebrosus* (Er.)	–	18	1000	FO	EU	WEur-Cauc
57.	*M. fusciceps* (Gyll.)	3	1, 2, 3	90–350	ST	MD	EMed-Pont-Cauc
58.	*Synaptus filiformis* (F.)	3	1, 2, 7, 11, 18	90–1000	EU	SP	Eur-Med-Cauc-SSib
–	*Adrastus limbatus* (F.)	3	–	–	ME	EU	WEur-AMin-?Cauc
59.	*A. dolini* Wellschm.	4	11, 13	600–800	ME	CA	Cauc
60.	*A. longicornis* Gur.	–	1, 7, 8, 11, 27	90–1500	ME	CA	Cauc
61.	*A. circassicus* Rtt.	3	11	650	?	CA	Cauc-AMin
62.	*Idolus adrastoides* Rtt.	3	1, 2, 4, 5, 7, 8, 11, 14, 22	90–2600	FO	CA	Cauc-AMin
–	*Agriotes reitteri* Schw.	3	–	–	EU	CA	Cauc
63.	*A. gurgistanus* Fald.	3	4, 10	400–600	ST	PT	EMed-Pont
64.	*A. starcki* Schw.	3	–	–	FO	CA	Cauc
65.	*A. ustulatus* (Schall.)	3	4, 10, 14	350–1100	ME	EU	Eur-Med-Cauc
66.	*A. infuscatus* Desbr.	3, 4	1, 3, 4, 5, 7, 11, 13, 14, 15	90–1050	FO	PT	EMed-Cauc
67.	*A. tauricus* Heyd.	3, 4	9, 10, 11	600–700	ME	CA	Crim-Cauc
68.	*A. obscurus* (L.)	3	11, 14, 18, 25	600–2100	ME	ES	Eur-Sib-Cauc
69.	*A. lineatus* (L.)	3	1, 8, 10, 11	100–600	ME	ES	Palaearctic
70.	*A. incognitus* Schw.	3	1, 2, 10	90–700	ME	PT	SEur-Pont-NKazakh
71.	*A. meticulosus* Cand.	3	1, 2	90–120	ME	TU	MAsia-Mong-Cauc-AMin
72.	*A. lapicida* Fald.	3	1, 2	90–120	ST	CA	Cauc
73.	*A. sputator* (L.)	3	1, 4, 5, 7, 10, 17	90–900	ST	ES	Palaearctic

Table 2 (continued)

No		Literature sources	Localities (see Fig. 1, Tab. 1)	Vertical distribution	Habit. pref.	Distr. patt.	Geographical distribution
74.	*A. medvedevi* Dol.	–	1	90	ME	PT	Pann-NPont-Cauc
75.	*Cardiophorus discicollis* (Hbst.)	3	–	–	ST	PT	EMed-Pont-NKazakh
76.	*C. vestigialis* Er.	3	1	90	ST	MD	Eur-Med-Cauc
–	*C. rufipes* (Goeze)	3	–	–	ST	MD	WEur-Med
77.	*C. maritimus* Dol.	–	1, 5, 10, 18	90–1100	ST	PT	Pan-NPont-Cauc
78.	*C. arnoldii* Dol.	–	1, 2	90–120	ST	PT	NPont-Cauc
79.	*C. kryzhanovskyi* Dol. & Tchantl.	–	1	90	ST	CA	Cauc
–	*C. nigropunctatus* Cand.	3	–	–	SD	TU	MAsia-?Cauc
80.	*C. cinereus* (Hbst.)	3	1, 3, 7	90–450	FO	EU	Eur-WSib-Cauc-AMin
–	*C. rubripes* (Germ.)	3	–	–	ST	PT	SEur-Pont-NKazakh
81.	*C. decorus* Fald.	3	1, 2, 3, 4, 5, 7, 14, 18	90–1100	EU	CA	Cauc-AMin
82.	*Paracardiophorus musculus* (Er.)	3	1, 7	90–300	IZ	MD	Eur-Med-SSib

Explanations: *No*: Sequential numbers are given to species recorded on the basis of the authors' materials and/or reliable literature citations. Species without sequential numbers are considered as erroneously recorded in the fauna of North Ossetia. – *Literature sources*: 1. Radde (1899); 2. Dolin (1971); 3. Chopikashvili (1973); 4. Gurjeva (1979); 5. Dolin (1988); 6. Dolin & Penev (1988); 7. Gurjeva (1989). – *Habitat preference*: EU = Eurytopic, FO = Forest, ME = Meadow, ST = Steppe, IZ = Intrazonal, SD = Semidesert. – *Distribution pattern*: ES = Euro-Siberian, EU = European, MD = Mediterranean, PT = Pontic, CA = Endemic and subendemic to the Caucasus, TU = Turanian. – *Geographical distribution*: C = central, E = eastern, W = western, N = northern, S = southern; AMin = Asia Minor, Cauc = Caucasus, Crim = Crimea, Eur = Europe, Kazakh = Kazakhstan, Med = Mediterranean, MAsia = Middle Asia, Pont = Pontic, Sib = Siberia, Submed = Submediterranean.

3. Habitat distribution and biogeography

3.1. Taxonomical composition

The bulk of both fauna and endemic species belongs to the subfamilies Elaterinae and Athoinae constituting 48.8 and 24.4% of the species pool, respectively. Both subfamilies are known as younger phyletic branches within the Elateridae recorded since the Palaeogene (Baltic amber) (Dolin, 1978). In contrast, the other three subfamilies, Agrypninae, Negastriinae and Cardiophorinae, are known as phylogenetically older, separated already since the late Jurassic.

Also, noticeable patterns appear when one looks at the distribution of the species diversity and the number of endemics over tribes. The most diverse tribes in North Ossetia appear to be the Ampedini (18.3% of the whole fauna and 25.0% of the endemics), Pomachiliini (15.8 and 14.3%, respectively) and Athoini (13.4 and 25.0%, respectively). All tribes which comprise the majority of the endemic species are characterized as predominantly Holarctic. For example, according to Gurjeva (1979), the tribe Ampedini consists of 305 described species and 8 genera; 218 species and 4 genera are restricted to the Holarctic region. The tribes Athoini, Ctenicerini and Pomachiliini can also be considered as chiefly Holarctic (Dolin, 1982; Gurjeva, 1979, 1989). Furthermore, the species diversity of and adaptive radiation within the tribes demonstrating the highest percentages of endemic species (Ampedini and Athoini) are confined to the belt of temperate arboreal vegetation of the Holarctic.

3.2. Zoogeographical structure

The zoogeographical characteristics of the species given in Tab. 2 reflect the distribution of each species in due detail. For the purposes of a zoogeographical analysis, it seems necessary to join the numerous particular distributions into major chorological complexes on the basis of the majority of each species' range. Seven patterns of distribution have thus become delimited (Tab. 2). A group of species endemic and subendemic to the Caucasus (35.4%) prevail in the whole faunal composition followed by species with European (24.4%), Euro-Siberian (13.4%) and Ponto-Mediterranean (12.2%) distribution patterns. Further, the seven complexes can be split into three major groups with respect to the division of the Palearctic region into subregions: (1) species of the Euro-Siberian subregion, with the majority of the species ranges lying in Europe and/or Siberia, (2) species of the Ancient Mediterranean subregion, with the majority of the species ranges lying either within the Mediterranean and/or Middle Asia, and/or territories around the Black and Caspian seas, and (3) species endemic or subendemic to the Caucasus. The concept of the Ancient Mediterranean has been primarily developed in Russia (cf. Popov, 1927; Kryzhanovskij, 1965; Lopatin, 1980) and assumes that the faunas of the Mediterranean, Middle Asia and the southernmost parts of European Russia can be joined into one major complex on the basis of common origin from the territories surrounding the ancient Tethys Sea. This concept seems useful since very often it is quite difficult to separate the great variety of species ranges occupying different parts of that huge region extending from the western Mediterranean coast to Middle Asia. The crucial point of this concept is, how to classify the Eurasian steppe species, either as Euro-Siberian or Mediterranean. According to their taxonomic relationships, habitat pre-

Table 3. Zoogeographical structure (%) of the click-beetle fauna of North Ossetia and its subregions. (For *abbreviations* of subregions see Tab. 1.)

	Total	TER	SUN	NAK	MID	ARI	HIG
Euro-Siberian	37.8	27.0	42.9	35.0	45.5	50.0	60.0
Ancient-Mediterranean	26.8	45.9	28.6	30.0	9.1	11.1	13.3
Caucasian	35.4	27.9	28.6	34.1	45.4	27.8	26.6

ferences and range structure, most of the Eurasian steppe click-beetle species display clear connections with the Mediterranean fauna. Yet, another reason to join the Eurasian steppe species with the Mediterranean ones is that there are a large number of species distributed both in southern Russian steppes and in the Mediterranean region.

The click-beetle fauna of North Ossetia consists mostly of Euro-Siberian and Caucasian elements (37.8 and 35.4% respectively) followed by species with an Ancient Mediterranean (in wider sense) distribution pattern (26.8%) (Tab. 3). The proportions of these three major zoogeographical groups in the regions of North Ossetia demonstrate different trends (Tab. 3). The relative importance of the Euro-Siberian elements is higher in the mountains of North Ossetia than in its lowland part, reaching to 60% of the fauna in the highest regions. Mediterranean elements prevail in the northernmost lowland steppe part of the country but their proportion in the mountains drops to 9–13%. The species endemic/subendemic to the Caucasus display the highest relative importance in the middle part of the altitudinal gradient, namely in the belt of middle-mountainous broadleaved forests and in habitats associated with them (meadows, forest clearings).

3.3. Range disjunctions and vicariance

Three main groups of disjunct ranges can be distinguished when one analyses the faunal connections of the North Caucasus. The first group is formed by northerly orientated disjunctions of European and Euro-Siberian species widely distributed on the Russian Plain but absent from its southern steppe regions. These are:

Agrypnus murinus,
Lacon lepidopterus,
Hypnoidus rivularius,
Cidnopus minutus,
Athous subfuscus,
Prosternon tesselatum,
Selatosomus melancholicus,
Anostirus purpureus,
Ampedus erythrogonus,
Elater ferrugineus,
Melanotus castanipes.

A related group encompasses the European and Euro-Siberian species which have vicariant forms in the Caucasus. For example *Selatosomus caucasicus*, widespread in North Ossetia, can be considered as a young, hardly discernable derivative of the Euro-Siberian species *Selatosomus aeneus*. Other examples of such Euro-Caucasian vicariant species pairs are *Athous kobachidzei – A. vittatus* and *Ampedus circassicus – Ampedus praeustus* (see also Agaev, 1990). Range disjunctions of this pattern seem to be accounted for by ecological reasons since most of the above species are either forest- or meadow-dwellers for which the southern lowland steppes of the Russian Plain form a hardly surmountable barrier. Species of this group can be considered as northern, either taiga or nemoral, elements in the fauna of the Caucasus.

Secondly, there are species with northwesterly orientated disjunct ranges, being present in Central and South Europe but absent from the central regions of European Russia west of the Dnieper:

Quasimus minutissimus,
Zorochros flavipes,
Z. quadriguttatus,
Aplotarsus angustulus (present also on the Crimea),
Megapenthes lugens,
Melanotus tenebrosus (a sister species is present on the Crimea).

This group is composed of species with varying habitat requirements ranging from inhabitants of shingle beds along rivers (*Zorochros* spp.) to meadow (*A. angustulus*) and typical forest species (*Megapenthes lugens*). An example of vicariant species group forming a Caucasian – West European – Crimean disjunction is the *Haplathous* Rtt. group of the genus *Athous* Esch. The widespread central- and southeast European *Athous austriacus* (Desbr.) is replaced, in the Caucasus, by *Athous circumductus* and, in North Ossetia, by the related species *A. iristonicus*; on the Crimea, the *Haplathous* group is represented by *A. tauricus* and *A. tauricola* (Dolin, 1982).

Finally, there are also species which are absent both from the Russian Plain and central Europe but occurring in South Europe, the Caucasus and, in most cases, in Asia Minor as well. Such species are:

Compsolacon crenicollis (present on the Crimea),
Lacon punctatus (present on the Crimea),
Zorochros ibericus (present on the Crimea),
Ampedus coenobita,
A. ochropterus (present on the Crimea),
Agriotes infuscatus.

All these species are confined to habitats which are largely isolated in South Europe, namely either shingle beds along rivers (*Compsolacon crenicollis*, *Zorochros ibericus*) or submediterranean broadleaved forests (all other species).

3.4. Ecological structure of the click-beetle fauna

The ecological structure of the click-beetle fauna of North Ossetia is shown on Tab. 4. In the whole species pool and within the group of endemics, forest-dwellers prevail, constituting 46.3% and 55.2%, respectively. The proportion of species associated with open habitats (meadows, steppes) is nearly the same in both groups compared. It can be concluded that the ecological structure within the group of endemic/subdendemic species reflects that of the whole species pool. In other words, endemism in click-beetles does not seem to be closely associated with a single habitat type, while endemic species are partitioned between habitats nearly in the same proportions as the whole fauna. An exception to this is a set of intrazonal species which are underrepresented within the endemic complex. Apparently, a low-level endemism noted for the habitat type of shingle beds along rivers can be accounted for by a relatively „old" phylogenetic age of both systematic groups prevailing in such habitats, namely Agrypninae and Negastriinae known to be composed of well-established and discernable species in Europe (Dolin, 1978, 1982).

Table 4. Ecological structure of the click-beetle fauna of North Ossetia.

Ecological groupings	Whole fauna No of species	%	Endemic complex No of species	%
Eurytopic	10	12.2	3	10.3
Forest	38	46.3	16	55.2
Meadow	12	14.6	4	13.8
Steppe	11	13.4	3	10.3
Intrazonal	9	11.0	1	3.4
Unclear	2	2.4	2	6.8

3.5. Distribution over major habitat types

Semiarid habitats of North Ossetia can be divided into two major groups, lowland steppes and mountainous xerophytic formations. Lowland steppes are inhabited by their own characteristic click-beetle species. For example, the following species are most abundant in steppe habitats around Mozdok:

Aelosomus rossii,
Drasterius bimaculatus,
Selatosomus latus,
*Agriotes lapicida**,
Melanotus fusciceps,
*Cardiophorus decorus**.

More rare, but also typical for such habitats, are *Agriotes sputator*, *A. gurgistanus*, *Cardiophorus maritimus*, *C. vestigialis*, *C. arnoldii*, *C. kryzhanovskii**. A similar but somewhat impoverished species composition can be observed in the mountainous xerophytic formation:

Selatosomus latus,
*S. alekseevi**,
Agriotes sputator,
Cardiophorus maritimus,
*C. decorus**.

In general, the click-beetle fauna of meadows exhibits some elements shared with steppes, e. g. *Agriotes sputator* and *Selatosomus latus*. However, meadows enjoy rich and diverse assemblages, and there are species confined mostly to this type of habitat:

*Athous iristonicus**,
*Selatosomus caucasicus**,
*Adrastus longicornis**,
*A. dolini**,
Synaptus filiformis,
Agriotes ustulatus,
A. lineatus,
A. obscurus,
Melanotus brunnipes.

Subalpine and alpine habitats above the upper timber-line are largely represented by meadows of various types supporting petrophilous and subnival vegetations. Four elaterid species are characteristic of subalpine meadows:

Hypnoidus rivularius,
*Athous iristonicus**,
*Selatosomus caucasicus**,
S. melancholicus.

Yet subalpine click-beetle assemblages are enriched by species recruited from the high-mountain forest belt, such as *Athous subfuscus*, *Prosternon tesselatum*, *Idolus*

* Species endemic/subendemic to the Caucasus.

*adrastoides**. Only two species have been captured in truly alpine habitats above 3,000 m in elevation, *H. rivularius* and *S. melancholicus*.

Floodland and foothill broadleaved forests in the northern part of the country are inhabited by:

Cidnopus minutus,
Prosternon tesselatum,
Synaptus filiformis,
*Idolus adrastoides**,
Agriotes infuscatus,
Melanotus brunnipes,
Cardiophorus cinereus.

Among dendrophilous xylobionts in this habitat type, *Crepidophorus cavatus**, *Ampedus melanotoides**, *A. circassicus**, *A. coenobita**, *A. ochropterus**, *A. sanguinolentus*, *A. pomonae*, *A. pomorum* are noteworthy. Mesophilous middle-mountainous broadleaved forests dominated either by beech or durmast oak form the main vegetation type of the middle-mountainous belt of North Ossetia. Larvae of the following species predominate in the litter and soil under the canopy of beech forests (ordered according to the relative abundance of species in the samples, coll. O. Gvozdeva):

Athous subfuscus,
Agriotes infuscatus,
*Athous iristonicus**,
*Idolus adrastoides**.

In addition, *Athous kobachidzei**, *Hypoganus stepanovi**, *Melanotus* cf. *rufipes* and *M. brunnipes* rarely occur there as well. *Prosternon tesselatum* is quite common in this belt but it prefers oak forests over beech ones. Dendrophilous click-beetle assemblages in broadleaved forests are represented by *Crepidophorus cavatus**, *Stenagostus rosti**, *Megapentes lugens*, *Procraerus carinifrons*, *Ampedus hirticollis**, *A. coenobita**, *A. ochropterus**, *A. pomorum*, *A. elongatulus*, *A. wachtangi**, *A. erythrogonus* and some others. In comparison with deciduous forests, the fauna of coniferous stands is much poorer. The dominant species is *Athous subfuscus*. Also *Selatosomus caucasicus** is common in pitfall traps in light pine and pine-birch forests. In rotten pine trunks, *Ampedus hirticollis**, *A. auranticulus** and *Melanotus castanipes* occur.

One of the most peculiar click-beetle assemblages is formed by species inhabiting intrazonal habitats along rivers and water bodies. There is some variation in species composition and diversity of the riparian habitats among mountainous belts. The riparian fauna of shingle beds along river midflows is the most diverse. Near Bekan (Ursdon River) and Alaghir (Ardon River), several species have been captured, most frequent of them being:

Compsolacon crenicollis,
Zorochros meridionalis,
Z. ibericus,
Z. quadriguttatus (rare),
Z. murinus,
Drasterius bimaculatus.

Intrazonal habitats both above and below the middle-mountainous belt are characterized by less diverse assemblages and a somewhat different species composition. In the high-mountainous belt, only one species has been found, *Zorochros quadriguttatus*. The very rare *Z. flavipes* seems also to be restricted to the upper flows of streams. Riverside habitats of the northern steppe part along the Terek River are populated by such widespread thermohygrophiles as *Aelosomus rossii*, *Drasterius bimaculatus*, *D. atricapillus*, as well as the rare *Aeloderma crucifer*.

Thus, as can be seen from this brief review, the Caucasian endemics are present in most major habitat types except for both shingle beds along rivers and alpine habitats. In all other habitats, endemics constitute about 30–40% of dominant species.

We interpret this phenomenon as evidence that, due to the long-term geographical isolation of the Caucasian fauna, active speciation processes have taken place in most habitat types. The highest proportion of endemics is observed in the belt of middle-mountainous broadleaved forests. In general, the Caucasian fauna can be considered to be well-balanced so far as the distribution of endemic forms over the habitats is concerned.

4. Faunogenesis

Without any doubt, the Caucasus can be regarded as one of the most complicated biogeographical regions lying at the border between Europe, Mediterranean, and Middle Asia. Being extremely diverse in ecological conditions, the Caucasus harbours species with rather different habitat requirements ranging from arid deserts to humid and mesophilous forests and alpine meadows. Each of these ecological groupings, however, is also quite distinct in age, place of origin, and pathways of penetration into the Caucasus. There are two major problems arising both from the complicated geological history and the diverse ecological conditions of the Caucasus. The first one concerns the age of different chronological „layers" in the Caucasian biota and hence, the age of relict and endemic species. The second problem reflects various opinions existing on the routes and periods of colonization of the Caucasus by different floristic and faunistic elements.

The above distribution patterns of North Ossetian click-beetles reflect the complicated history and composition of the Caucasian fauna. Our finds have much in common with some well known biogeographical phenomena described for the Caucasian biota (cf. Grossgeim, 1936; Maleev, 1940; Kleopov, 1940). For example, each type of range disjunctions noted above has its analog in other taxonomic groups, especially in such well-studied taxa as trees and shrubs. Several plant species are distributed around the Black Sea (Caucasus, Asia Minor, Balkans and, particularly, Crimea), being absent both from the Russian Plain and central Europe. Among the most popular examples are the eastern beech (*Fagus orientalis*), *Daphne ponticum*, *Rhododendron ponticum* (Maleev, 1940; Wulf, 1944; Grosset, 1967). Other species have similar distribution but penetrate widely also central Europe and the western regions of the Russian Plain, e. g. *Quercus petraea*, *Acer pseudoplatanus*, *Hedera helix*, *Ilex aquifolium* and many others. Perhaps the best example of a disjunction pattern like Central Europe + Russian Plain – Caucasus is represented by the range of the English oak, *Quercus robur*. A boreo-montane distribution pattern is displayed by *Betula verrucosa*, *B. pubescens*, *Veratrum lobelianum*, *Lilium martagon* (Kleopov, 1940). Similar distributions demonstrated by species from various taxonomic groups require common explanations for the patterns observed. Such an explanation cannot be done without consideration of data, both distributional and paleontological/palinological, accumulated by modern phytogeography.

To find a suitable explanation for the recent composition of the North Caucasian click-beetle fauna, one ought to take into account that:

(**1.**) There are species which must have invaded the Caucasus from the north via Ciscaucasia. Such species are absent from Asia Minor but present both in the Carpathians and the Balkans. Some of them either inhabit the Crimea (*Aplotarsus incanus*) or have vicariant forms there (i. e. *Melanotus tenebrosus* – *M. tauricola* Dolin). It is remarkable that most of these species are either confined to forest, chiefly broadleaved, habitats (*Lacon lepidopterus*, *Anostirus purpureus*, *Ampedus rufipennis*,

A. sanguinolentus, *A. pomonae*, *A. erythrogonus*) or to subalpine meadows (*Hypnoidus rivularius*, *Selatosomus melancholicus*, *Aplotarsus incanus*, *Agriotes obscurus*). There is no logical evidence to suppose a period of invasion for most of such species earlier than the last, Mikulino Interglacial (= Riss/Würm), ca. 100,000 years ago, although the connection between the Caucasus and the South-Russian Platform has existed since the Cimmerian age of the Pliocene. Migrants from the north could have invaded the Caucasus earlier than the Mikulino Interglacial but this hypothesis can be neither proved nor disproved on the basis of recent species distributions alone.

During the phase of a climatic optimum of the Mikulino Interglacial, the recent steppe zone in the southern regions of European Russia was covered by meadow-steppes combined with European hornbeam-oak and oak forests in the west and east, respectively (Grichuk, 1989). Later, in the Würm period, the level of the Black Sea was obviously about 40–60 m lower than at present, while the Azov Sea did not exist at all. The outline of the rivers flowing from the Balkans, Caucasus, Crimea, and Russian Plain must have been quite different from the recent one. That must have ensured repeated interchanges of species with different habitat requirements between the Caucasus, Crimea, Russian Plain, and Balkans via Ciscaucasia for a long time, at least from the Mikulino Interglacial up to the middle Holocene (Grosset, 1967; Golovatch, 1984).

It must be emphasized, however, that such faunistic exchanges between the above territories must have not been restricted to the phases of climatic optima alone. On the contrary, during the maximal phase of the climatic optimum of the Mikulino Interglacial, Ciscaucasia is known to have been isolated from the adjacent South-Russian Platform by the so-called Upper-Khazar Basin, a strait that connected the present-day Caspian and Azov seas (Grichuk, 1989). A reinforcing evidence for long-term interchanges seems to be the absence of click-beetle species occurring only on the opposite sides of the Black Sea, i. e. in the Caucasus and in the Balkans alone. This suggests that the opportunities for faunistic exchanges between both regions concerned have occurred more or less continuously at least since the middle Pleistocene. Biotic exchanges must have taken place mostly along river beds as well as through insular broadleaved forests that existed in phases of climatic optima within the present-day steppe zone and served as „stepping stones" (Grosset, 1967; Grichuk, 1989). The occurrence of several click-beetle species (e. g. *Ampedus sanguinolentus*, *A. pomonae*, *A. coenobita*, *A. ochropterus*, *Agriotes infuscatus*) in floodland forests along the Terek River lying in the northern, lowland part of North Ossetia already suggests this most probable route of migration.

(**2.**) There are species quite similar in distribution to the previous ones but occurring in Asia Minor as well. This provides another logical explanation for their presence in the Caucasus, namely that they could have dispersed from the Balkans via Asia Minor. An additional evidence for such a pathway of dispersal is represented by species ranging from the Caucasus throughout Asia Minor up to the Balkans but absent both from the Crimea and the Russian Plain (i. e. *Agriotes turcicus*, *Agriotes infuscatus*). Yet there are also species present in Central Europe, the Balkans, Asia Minor, and Transcaucasia but missing both in Ciscaucasia and on the northern macroslope of the Caucasus Major (i. e. *Ampedus elegantulus*).

The „southern" route of colonization of the Caucasus is a problem vigorously disputed by biogeographers. The question is, how important have been both pathways, the „southern" (via Asia Minor) and the „northern" (via Ciscaucasia), for the

formation of the modern Caucasian biota. The first point of view underestimates the chances for colonization from the north first due to water basins known to have isolated the Caucasus from the adjacent Russian Plain until the Sarmatian age of the Pliocene, and later by xerophytic steppes developed in their stead (cf. Kulczynski, 1924). The second viewpoint implies a superior role of the „northern" migration pathways which could have been realized since the middle Pleistocene (Grosset, 1967) or even since the Neogene (Grossgeim, 1936; Kleopov, 1940, 1990). The composition of the North Ossetian click-beetle fauna clearly demonstrates the importance of the „northern" pathway, for click-beetle groupings of different distribution patterns illustrate all hypothetical „stages" of faunistic interchanges with the neighbouring areas.

(**3.**) The influence of the Caucasian fauna on the adjacent regions of the Russian Plain seems to be not so significant as the opposite penetrations of European/Euro-Siberian elements from the north (Lavrenko, 1938; Kleopov, 1840; Golovatch, 1984). Within several taxonomic groups, there are examples of purely Caucasian elements present in the biota of Middle Russia but such cases are exceptional, e. g. the herbs *Cerastium nemorale*, *Lysimachia verticilata*, *Veronica umbrosa* and some others (cf. Lavrenko, 1938), the tree *Ulmus elliptica* (Grosset, 1967), the earthworm *Dendrobaena schmidti tellermanica* (Perel, 1979), the centipede *Lithobius cronebergii* (Zalesskaja & Golovatch, in litt.). Among the Elateridae, there is only one form of an obscure taxonomic status, *Cardiophorus* (*Dicronychus*) sp., closely related to the Caucasian *C. decorus*, that occurs in the steppes between the Dnieper and Volga. This can be expressed by the motto, often quoted in the Russian biogeographical literature (cf. Golovatch, 1984), that the Caucasus has mostly gained but shared to a far lesser extent.

According to the opposite point of view, however, the Caucasian and Crimean refugia have served as source areas for recolonizations of the Russian Plain by mesophilous forest species after the last glaciation (Grosset, 1967). This opinion cannot be easily proved or disproved on the basis of modern species distributions alone. Moreover, even if repopulations of the Russian Plain from the Caucasus did take place, the problem remains because they could have mostly occurred by the very same European/Euro-Siberian species and only rarely by Caucasian elements.

However, the Caucasus has served as a powerful migration route for reciprocal invasions of Mediterranean xerophilous species into the South-Russian steppes, on the one hand, and of Eurasian steppe species into the Mediterranean, on the other. Interchanging faunistic elements between the Mediterranean and Eurasian steppes can be illustrated by several click-beetle species occurring in xerophytic „Mediterranean-type" habitats in the western parts of their ranges as well as in zonal steppe communities in more eastern regions (i. e. *Agriotes gurgistanus*, *Melanotus fusciceps*, *Cardiophorus maritimus*). Another group of species has a similar distribution pattern but it is confined to intrazonal, usually riverside, habitats (*Aelosomus rossii*, *Aeoloderma crucifer*, *Drasterius bimaculatus*, *Agriotes ponticus*). A variety of species distributions of the above pattern within several if not almost all taxonomic groups has formed a wide transitional area ranging from Mongolia to the Pyrenees, thus representing one of the basics of the concept of the Ancient Mediterranean (see above).

(**4.**) According to an old concept established in Russian phytogeography, the floras can be classified into three major groups: „relict", „orthoselective", and „migratory" (Krasnov, 1888: cited after Lavrenko, 1938). „Relict" floras have persisted

in situ since the Tertiary period, e. g. the floras of the Colchis, western Caucasus, and Hyrcania, eastern Caucasus. The floras developed in a certain region during a long period under one-way orientated changes in the environment, usually climate, can be termed as „orthoselective", e. g. the floras of Middle Asia. Most of the floras in the temperate belt can be treated as „migratory", that is composed of various floristic elements stemming from different regions.

Krasnov's concept seems to be useful for zoogeography so far as one attempts to evaluate the degree of originality of a certain fauna. The click-beetle fauna of the northern macroslope of the Central Caucasus can be regarded as intermediate between „orthoselective" and „,migratory". On the one hand, the high-level endemism in almost all habitat types and altitudinal belts suggests active autochtonous speciation. On the other, the presence of elements from neighbouring faunistic centers, namely the northern temperate, Mediterranean and even Middle Asian, implies a strong influence of biotic exchanges due mostly to the Pleistocene climatic perturbations.

5. Acknowledgments

This project has been sponsored by the former USSR Academy of Sciences under the supervision of Prof. Dr. Yu. I. Chernov (Moscow). Prof. Dr. V. G. Dolin (Kiev) was very kind to consult us about some species determinations at several stages of our work. We are deeply indebted to them as well as to all colleagues who provided us with material. Special thanks are due to Dr. S. I. Golovatch (Moscow) who checked the English of the final draft and provided some useful comments.

6. References

Agaev, B. I. (1988): [The click-beetles of the biocoenoses of Azerbaijan]. – Azerbaijan. gos. izdatelstvo, 1–120; Baku. [In Russian]

– (1990): [The click-beetles (Coleoptera, Elateridae) of eastern Transcaucasia (fauna, zoogeography, genesis, ecology, economic importance]. – Avtoref. doctor. dissert., 1–41; Kiev. [In Russian]

Amirkhanov, A. M., Veinberg, P. I., Komarov, Yu. E. & I. T. Kuchiev (1988): [North Ossetian Reserve]. – Agropromizdat Publ., 1–190; Moscow. [In Russian]

Chantladze, T. I. (1983): [On the fauna and zoogeography of click-beetles of eastern Georgia]. – *In*: Fauna i ekologiya bespozvonochnykh zhivotnykh Gruzii: 239–253; Tbilisi. [In Russian]

Chopikashvili, L. V. (1973): [A review of the click-beetle fauna of the northern slopes of the central Caucasus]. – *In*: Popov, K. K. (ed.): Sbornik zoologicheskikh rabot: 121–127; Ordzhonikidze. [In Russian]

Dolin, V. G. (1971): [New click-beetles (Coleoptera, Elateridae) from the Soviet Union]. – Ent. Obozr., **50**: 641–653; Leningrad. [In Russian with English summary]

– (1978): [Phylogeny of click-beetles (Coleoptera, Elateridae)]. – Vestnik zoologii, **3**: 3–12; Kiev. [In Russian with English summary]

– (1982): [Click-beetles (Elateridae). Agrypnini, Negastriini, Dimini, Athoini, Oestodini. – *In*: Fauna of the Ukraine. Coleoptera. Vol. **19**, No 3.] – Naukova dumka, 1–285; Kiev. [In Urkainian]

– (1988): [Click-beetles (Elateridae). Cardiophorini, Elaterini. – *In*: Fauna of the Ukraine. Coleoptera. Vol. **19**, No 4.] – Naukova dumka, 1–202; Kiev. [In Russian]

Dolin, V. G. & T. I. Chantladze (1982): [A new species of elaterid beetles of the genus *Athous* Esch. from the Caucasus Minor]. – Bull. Acad. Sci. Geog. SSR, **105** (1): 161–164; Tbilisi. [In Russian with Georgian summary]

Dolin, V. G. & L. D. Penev (1988): Beitrag zur Taxonomie der mit *Selatosomus latus* (F.) verwandten Arten von der Krim und aus dem Kaukasus (Insecta, Coleoptera: Elateridae). – Reichenbachia, **26**: 25–32; Dresden.

Golovatch, S. I. (1984): [The distribution and faunogenesis of the millipedes of the USSR European part]. – *In*: Chernov, Yu. I. (ed.): Faunogenesis and phylocenogenesis. – Nauka Publ., 92–137; Moscow. [In Russian]

Grichuk, V. P. (1989): [History of the flora and vegetation of the Russian plain in the Pleistocene]. – Nauka Publ., 1–184; Moscow. [In Russian]

Grosset, G. E. (1967): [Pathways and periods of migration of Crimean-Caucasian forest species on the territory of Russian plain and subsequent changes in their ranges with respect to landscape evolution]. – Bull. Soc. Natural. Moscou (Biol.), **72** (5): 47–76; Moscow. [In Russian with English summary]

Grossgeim, A. A. (1936): [An analysis of the flora of the Caucasus]. – Izdatelstvo Azerbaidjan. filiala Akad. nauk SSSR, 1–242; Baku. [In Russian]

Gurjeva, E. L. (1979): [Click-beetles (Elateridae). Subfamily Elaterinae. Tribes Megapenthini, Physorhinini, Ampedini, Elaterini, Pomachiliini] – *In*: Fauna SSSR. Coleoptera. Vol. **12**, No 4. – Nauka Publ., 1–451; Leningrad. [In Russian]

– (1989): [Click-beetles (Elateridae). Sumbfamily Athoinae. Tribe Ctenicerini]. – *In*: Fauna SSSR. Coleoptera. Vol. **12**, No 3. – Nauka Publ., 1–293; Leningrad. [In Russian]

Kleopov, Yu. D. (1940): [Main features of the development of flora of the broadleaved forests in the European part of the USSR]. – *In*: Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR, 1. Izdatelstvo AN SSSR; Moscow & Leningrad. [In Russian]

– (1990): [An analysis of the flora of broadleaved forests in the European part of the USSR]. – Naukova dumka Publ., 1–352; Kiev. [In Russian]

Kryzhanovsky, O. L. (1965): [Composition and origin of the terrestrial fauna of Middle Asia (based mainly on materials on Coleoptera)]. – Nauka Publ., 1–418; Moscow & Leningrad. [In Russian]

Kulczynski, S. (1923): Das boreale und arktisch-alpine Element in der mitteleuropäischen Flora. – Bull. Acad. Polon. Sci. Lettr. Cracov. (Ser. B), (1924); Cracov.

Lavrenko, E. M. (1938): [History of flora and vegetation of the USSR based on data of the recent plant distributions]. – *In*: Tsinserling, Yu. D. (ed.): Vegetations of USSR. Izdatelstvo AN SSSR, 235–296; Moscow & Leningrad. [In Russian]

Lopatin, I. K. (1980): [Fundamentals of zoogeography]. – Vysheysha shkola Publ., 1–200; Minsk. [In Russian]

Maleev, V. P. (1940): [Tertiary relicts in the flora of West Caucasus]. – *In*: Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR, 1. Izdatelstvo AN SSSR; Moscow & Leningrad. [In Russian]

Mardzhanian, M. A. (1987): [Fauna of Armenia. Coleoptera. Click-beetles (Elateridae)]. – Izdatelstvo Akad. nauk Armian. SSR, 1–204; Erevan. [In Russian with Armenian summary]

Nardodetskaya, Sh. Sh. (1980): [Agroclimatic resources of Kabarda-Balkaria, North Ossetia, Chechen-Ingushia]. – Gidrometeoizdat Publ., 1–270; Leningrad. [In Russian]

Nefedov, N. I. (1961): [The click-beetles (Elateridae) and their zonal distribution in the Kabarda-Balkarian ASSR]. – Uchen. zap. Kabard.-Balk. gos. Univ., **12**: 103–109; Nalchik. [In Russian]

Perel, T. S. (1979): [Range and regularities in the distribution of earthworms of the USSR fauna]. – Nauka Publ., 1–272; Moscow. [In Russian with English summary]

Popov, M. G. (1927): [The main features of the history of the Middle Asian flora]. – Byull. sredneaz. gos. Univ., **15**; Tashkent. [In Russian]

Radde, G. (1899): Die Sammlungen des Kaukasischen Museums. – Bd. **1** (Zool.): 1–520; Tiflis.

Schneider, O. & H. Leder (1878): Beiträge zur Kenntnis der kaukasischen Käferfauna. – Verh. naturf. Ver. Brünn, **16**: 1–518; Brünn.

Stepanova, N. E. (1969): [The fauna of the beetle family Elateridae of Krasnodar Province and the distribution patterns of its representatives]. – Nauchn. dokl. Vyssh. shkoly, (Biol.), **3**: 7–10; Moscow. [In Russian]

Wulf, E. V. (1944): [A historical geography of plants. History of the floras of the globe]. – Izdatzelstvo Akad. Nauk, 1–546; Moscow & Leningrad. [In Russian]

Authors' addresses:

Dr. Lyubomir Penev, Pensoft Publishers, Acad. G. Bonchev Street, Bl. 6, BG-1113 Sofia, Bulgaria (for correspondence) and

Dr. Sergei K. Alekseev, Institute for Problems of Ecology and Evolution, Academy of Sciences, Leninsky prospect 33, RUS-117071 Moscow, Russia.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QH
5
S932
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 549	40 S.	Stuttgart, 31. 12. 1996

SMITHSONIAN
NOV 12 1997
LIBRARIES

Review of the Caucasian Species of the Subgenus *Peryphanes* Jeannel (Coleoptera: Carabidae: *Bembidion*)

By Igor A. Belousov and Igor M. Sokolov, St. Petersburg

With 38 figures

Summary

A taxonomical review, based on re-examination of the types and extensive original materials of the Caucasian species of the subgenus *Peryphanes* Jeannel, 1941 (Coleptera: Carabidae: *Bembidion* Latreille, 1802 is given. Altogether, 8 species are recognized as valid within the area in question, three of them being new to science: *Bembidion imereticum* **n. sp.**, *B. phryganobium* **n. sp.**, and *B. adygorum* **n. sp.** *B. zechneticum* Müller-Motzfeld, 1989 is considered as a junior **synonym** of *B. lirykense* Reitter, 1908. Both the latter taxon and *B. olegleonidovici* Fassati, 1990 are promoted to full specific status. A lectotype for *B. grandipenne* Schaum, 1862 is designated. Distributions of all species considered are mapped. A key is provided to all the hitherto known Caucasian species and some of their most close congeners from adjacent lands. Phylogenetic and ecological relatioships between all species are briefly discussed.

Zusammenfassung

Eine taxonomische Revision (basierend auf Typenmaterial und umfangreichem neuen Material) der Untergattung *Peryphanes* Jeannel, 1941 (Coleoptera: Carabidae: *Bembidion* Latreille, 1802) aus dem Kaukasus wird vorgestellt. Insgesamt werden 8 Arten in der betreffenden Region als valid angesehen, davon 3 neu beschrieben: *Bembidion imereticum* **n. sp.**, *B. phryganobium* **n. sp.** und *B. adygorum* **n. sp**. *B. zechneticum* Müller-Motzfeld, 1989 wird als jüngeres **Synonym** von *B. lirykense* Reitter, 1908 betrachtet. Das letzte Taxon ebenso wie *B. olegleonidovici* Fassati, 1990 werden in den Artrang erhoben. Ein Lectotypus für *B. grandipenne* Schaum, 1862 wird festgelegt. Die Verbreitungsgebiete aller betreffenden Arten werden in Karten zusammengefaßt. Ein Bestimmungsschlüssel für alle bekannten kaukasischen Arten sowie für die nächsten Gattungsverwandten aus den umliegenden Gebieten wurde erstellt. Phylogenetische und ökologische Beziehungen zwischen den Arten werden kurz diskutiert.

Contents

1. Introduction 2
2. Material 2
3. Acknowledgments 3
4. Characteristics of *Peryphanes* 3
5. Species list 6

5.1. *Bembidion fraxator* Ménétriés 6
5.2. *Bembidion dalmatinum* Reitter 10
5.3. *Bembidion adygorum* **n. sp.** 14
5.4. *Bembidion grandipenne* Schaum 18
5.5. *Bembidion olegleonidovici* Fassati, **stat. nov.** 19
5.6. *Bembidion imereticum* **n. sp.** 22
5.7. *Bembidion phryganobium* **n. sp.** 24
5.8. *Bembidion brunnicorne* Dejean 25
5.9. *Bembidion lirykense* Reitter 28
6. Key to Caucasian species of the subgenus *Peryphanes* 30
7. Ecology 32
8. Zoogeography 33
9. References 38

1. Introduction

The present paper continues the authors' studies of Caucasian *Bembidion* Latreille, 1802, one of the most complex and species-rich genera of carabid beetles. This article aims at a clarification of the taxonomy, ecology, and distributions of all Caucasian species belonging to the subgenus *Peryphanes* Jeannel, 1941.

Seven *Peryphanes*-species or subspecies have hitherto been formally described from or recorded in the Caucasus. Interestingly, although we add here three species new to science, their number has scarcely increased after the present study, for one older name has become synonymized, and one more is rejected from the Caucasian list.

2. Material

This study is based on highly abundant materials deriving from various sources and covering the entire Caucasian region (Figs 34–37). The materials are housed in the following collections:

DPI = Pedagogical Institute of Daghestan, Makhachkala;
MPU = Pedagogical University of Moscow, Moscow;
MU = Department of Entomology, Moscow State University, Moscow;
TM = Természettudomànyi Múzeum, Budapest;
SMF = Senckenberg Museum, Frankfurt a. Main;
SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart;
ZIA = Zoological Institute of Armenia, Erevan;
ZIU = Zoological Institute of the Ukraine, Kiev;
ZISP = Zoological Institute, St. Petersburg;
ZMB = Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin;
ZMUM = Zoological Museum of the Moscow University, Moscow.

AK = collection of A. Koval, St. Petersburg;
AR = collection of A. Rubtshenia, Minsk;
AZ = collection of A. Zamotajlov, Krasnodar;
EK = collection of E. Komarov, Volgograd;
IB = collection of I. Belousov, St. Petersburg;
IK = collection of I. Kabak, Almaty;
IS = collection of I. Sokolov, St. Petersburg,
ISol = collection of I. Solodovnikov, Minsk;
SB = collection of S. Beloborodov, Krasnoflotsk, Moscow Area;
VG = collection of V. Grebennikov, Rostov-on-Don.

The holotypes and some paratypes of the new species described below are deposited in ZISP, some paratypes have been shared between the remaining collections. The collections are

referred to in the text as being put in *square brackets []* in the material section for each species involved. When necessary, the number of preparations of genitalia is put in *simple brackets ()* immediately after the number of specimens examined. The *ml/mls* and *fm/fms* stand for male(s) and female(s), respectively.

3. Acknowledgments

Before going further, we wish to express our hearty appreciation to Dr. F. Hieke (Berlin) and Dr. Gy. Szél (Budapest) who kindly sent us for study the type specimens of *B. grandipenne* Schaum and *B. lirykense* Reitter, respecitively. The authors are very grateful to Prof. G. Abdurakhmanov (Makhachkala) and Messrs G. Davidian, B. Kataev, V. Prasolov (St. Petersburg), S. Alexeev, S. Beloborodov, V. Belov, S. Golovatch, K. Makarov, M. & V. Savitskyi (Moscow), I. Kabak (Almaty), A. Putshkov (Kiev), A. Miroshnikov, A. Solodovnikov, V. Stshurov, A. Zamotajlov (Krasnodar), V. Grebennikov (Rostov/Don), E. Komarov (Volgograd), A. Rubtshenia, I. Solodovnikov (Minsk), D. Logunov (Novosibirsk), M. Kalashian (Erevan) who placed their materials at our disposal. Our special thanks go to our friend and colleague A. Koval (St. Petersburg) for his very rich collection of Caucasian *Bembidion* submitted to us for study. We are very grateful to Prof. G. Medvedev (St. Petersburg) for the possibility to examine the ZISP collection, as well as to Prof. O. Kryzhanovsky (St. Petersburg) for his attention to and supervision of this work. Dr. S. Golovatch (Moscow) most helpfully read an earlier draft of this paper. This study has been supported in part by Mr. Soros' International Science Foundation, Biodiversity Project.

4. Characteristics of *Peryphanes*

The species of this subgenus are very different in size and body shape. The colour of the upperside is usually monochromous with metallic blue or greenish lustre, the elytra and vertex are often tinged with reddish. At most, vaguely delimited apical spots are present on the elytra. The legs and antennae vary in colour, often even within a single population. The femora are usually more or less darkened in the basal part. The antennae are obscured beginning from the apical half of antennomere 3 or 4, sometimes entirely light. The hind part of the frontal furrows, and sometimes also the adjacent areas of the vertex, are very finely and sparsely punctured, but always considerably more weakly as compared e. g. to representatives of the subgenus *Ocydromus* Clairville, 1806 s. str. The pronotum is cordate, its sides are very strongly sinuate before the large, rectangular, apically pointed hind angles. The lateral gutter is wide or moderately wide, more rarely relatively narrow. The postangular carina of the pronotum is well-developed and comparatively straight, this being highly characteristic of the Caucasian consubgeners. Another feature of *Peryphanes* is a more or less strongly reduced microsculpture. The latter is completely obliterated on the disk of the pronotum and on the head (with the exception of the vertex), usually more or less strongly reduced on elytra.

However, the most important feature that allows to refer a species to the subgenus concerned is the aedeagal conformation. Its median lobe is more or less strongly swollen along the ventral margin, attenuating toward the ostium, and the endophallus armature is strongly hypertrophied, projecting beyond the basal orifice.

Special attention ought to be paid to the nomenclature of the endophallus armature. It is noteworthy that, in spite of the efforts of numerous authors, it remains far from being perfectly known. We do not pretend to further tackle the problem, being rather eclectic in adopting some terms taken from different sources that seem to be the most convenient. These correspond to the nomenclature of the previous authors in the following way (Fig. 1).

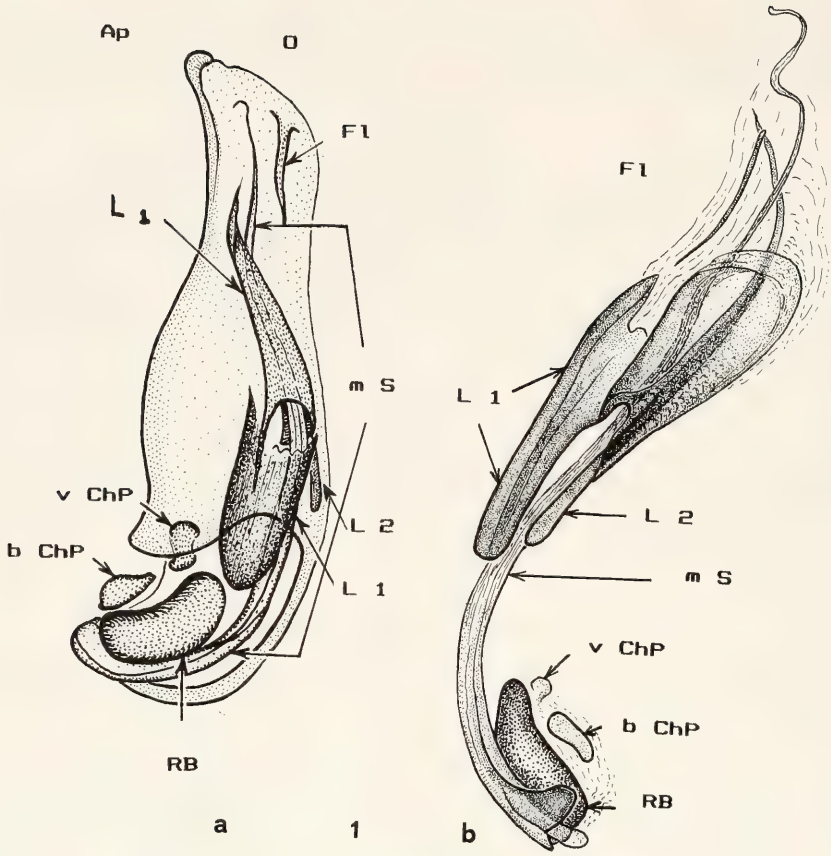


Fig. 1. Endophallus armature of *Peryphanes*-species. – 1a. Right lateral view, sketch; – 1b. left lateral view, endophallus extracted from the median lobe of aedeagus. – For *abbrevations* see text in chapter 4.

Ribbon brush (Erwin & Kavanaugh, 1981) = corpus squamosus (e. g. Fassati, 1947, 1949) = Borstenwulst (Lindroth, 1939; Müller-Motzfeld, 1983, 1986 etc.); pacchetto squamigero (De Monte, 1943). This is one of the rare cases with readily recognizable homology.

Basal chitin platelet = corpusculum adsquamosum basal (Fassati, 1950) = chitin platelet 2 (Erwin & Kavanaugh, 1981) = parte rivolta delle membrane (De Monte, 1943).

Ventral chitin platelet = corpusculum adsquamosum ventral (Fassati, 1949) = ? chitin platelet 1 (Erwin & Kavanaugh, 1981) = parte rivolta delle membrane (De Monte, 1943).

Lamina 1 (Innere Lamellen, Lindroth, 1957) = membranöser Sack von *Ocyturanes* (Müller-Motzfeld, 1986) = chitin platelet 3 (Erwin & Kavanaugh, 1981) = lamina stiligera (De Monte, 1943).

Lamina 2. This structure seems to be fused with lamina 1 in its portion adjacent to the left side of the aedeagus (Fig. 1). Probably it is homologous with the stylet of some *Ocydromus* s. str. or e. g. the species of the *terminale*-group.

Main sclerite = sclerite principal (Fassati, 1949) = Hauptsclerit (Müller-Motzfeld, 1986) = chitin platelet 4 (Erwin & Kavanaugh, 1981) = parte flagelliforme delle membrane (De Monte, 1943).

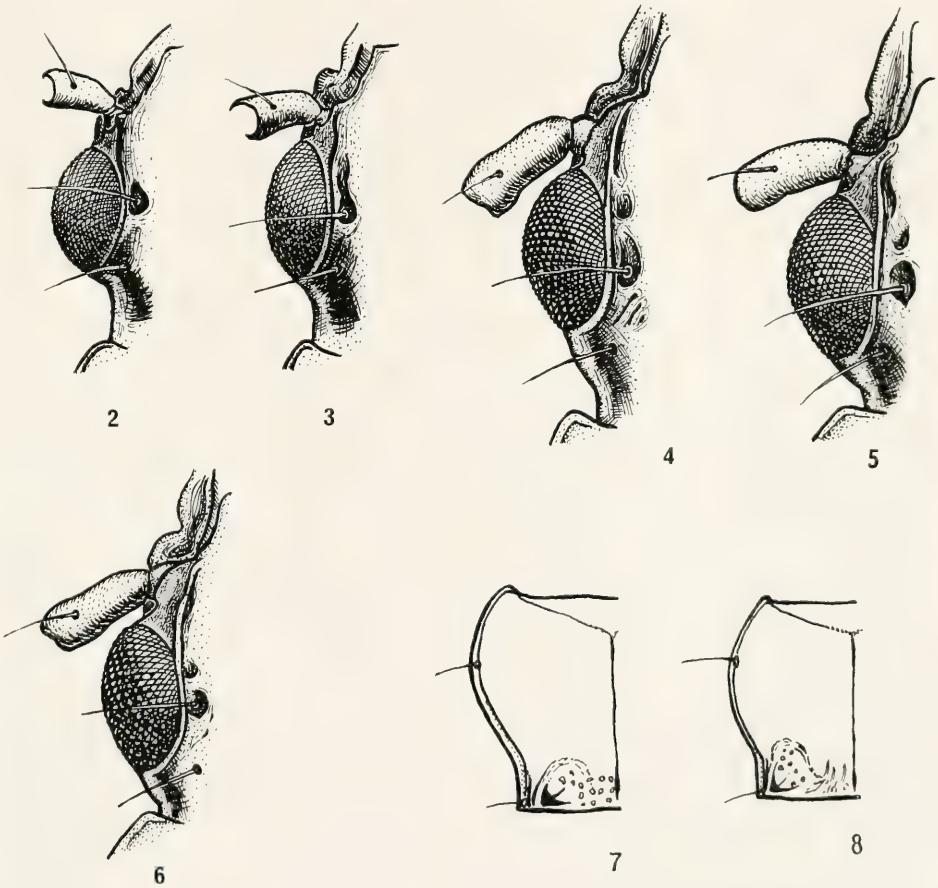
Flagellum (e. g. Fassati, 1957; Müller-Motzfeld, 1986) = frenulo (De Monte, 1943).

Ostium (Lindroth, 1957) = apicales Orificium (Müller-Motzfeld, 1983) = Ostialöffnung (Fassati, 1990).

All the above structures are designated in Fig. 1.

The female genitalia (Figs 23–31) are variable in conformation and, like in the male, they show a tendency to enlarging their separate parts in some cases. In all known Caucasian species, the female genitalia are characterized by a more or less strongly pronounced, snake-shaped, spermathecal ductus lacking an annulus receptaculi. Depending on the species, the spermatheca is constricted into two or three portions (e. g. Figs. 26–27), the basal of which being strongly and asymmetrically swollen. The above variability concerns the developement of the apical constriction of the spermatheca as well as the number of spires and the degree of their sclerotization in the spermathecal ductus.

Some morphometric characters are used in this paper too. Body length is measured from the front margin of the labrum to the apex of the elytra; the length of the elytra from the anterior termination of the marginal gutter to the apex of the elytra; the width of the latter at their broadest part; the length of the pronotum along its median line. Discal formula as used by Pawlowski (1979).



Figs 2–6. Eye of *Peryphanes*-species. – 2. *B. adygorum* n. sp., female, Otkhara; – 3. *B. fraxator* Mén., female, Lagodekhi; – 4. *B. imereticum* n. sp., female, Borzhomi; – 5. *B. phryganobium* n. sp., female, Nius-Nius; – 6. *B. olegleonidovici* Fas., female, Psezuapse.

Figs 7–8. Pronotum of *Peryphanes*-species. – 7. *B. fraxator* Mén., Zakataly; – 8. *B. lirykense* Rtt., Hyrcan Reserve.

5. Species list

5.1. *Bembidion fraxator* Ménétriés (Figs 3, 7, 10, 27, 33, 34)

Bembidion fraxator Ménéstriés, 1832, Cat. rais.: 138 (Loc. typ. pente orientale, des Alpes du Caucase).
Bembidion fraxator: Jakobson, 1906, Beetles of Russia and West Europe, 4: 286.
Bembidion dalmatinum var. *fraxator*: Csiki, 1928, Cat. col.: 91.
Bembidion dalmatinum ssp. *fraxator*: Netolitzky, 1943, Koleopt. Rundsch., 29: 48.
Bembidion fraxator: Schuler, 1961, L'Entomologiste, 17 (4–5): 79.
Bembidion nitidulum fraxator: Iablokoff-Khnzorian, 1976, Fauna Armen. SSR, 1: 182.
Bembidion fraxator: Müller-Motzfeld, 1986, Ent. Nachr. Berichte, 30 (1): 39.
Bembidion nitidulum var. *pseudonitidulum*: Reitter, 1908, Fauna Germ., 1: 116 (part.).
Bembidion nitidulum var. *pseud(o)nitidulum*: Netolitzky, 1943, Koleopt. Rundsch., 29: 50.
? *Bembidion lucidum* Faldermann, 1835, Fauna Transcauc. 1: 109.

Material examined

Krasnodar Prov.: 1 (1) ml [AK], Tuapse Distr., 5 km SE of Olginka, 8. VIII: 1987, leg. Koval. – 4 ex. [AK], same locality, 31. VIII. 1993, leg. Koval. – 21 ex. [ZISP, AK, IB, IS], same locality, 7.5 km NW of Olginka, 27. VI. 1987, leg. Koval. – 25 ex. [ZISP, AK], same area, Dederkoi River, near Dederkoi, 4. VII. 1987, leg. Koval. – 2 fms [IB], same area, Semashko Mt., 19. VI. 1988, leg. Belousov. – 1 ex. [AK], Sochi, Lazarevskoye, aul Krasnoalexandrovskyi, 21. VIII. 1984, leg. Koval. – 1 ex. [ZISP], same locality, 16. VI. 1984, leg. Koval. – 1 ex. [ZISP], Sochi, Psezuapse, 23. VII. 1984, leg. Prasolov. – 3 ex. [AK], same area, Tatianovka, 5. VII. 1987, leg. Koval. – 1 ex. [AK], same locality, 6. IX. 1987, leg. Koval. – 10 ex. [ZISP, AK], same locality, 2. IX. 1993, leg. Koval. – 12 ex. [ZMUM, AK], same area, Solokhaul, Shakhe River, 21. VI. 1986, leg. Koval. – 1 ex. [AK], same locality, 1. VIII. 1987, leg. Koval. – 4 ex. [AK], Solokhaul, valley of Shakhe River, 1. VIII. 1988, leg. Rubtshenia. – 1 ex. [AK], same area, Alexeevskoe, 19. VII. 1984, leg. Koval. – 1 fm [IB], same area, Vardane, valley of Buu River, 18. V. 1989, leg. Belousov. – 1 (1) ml [ZISP], same area, Dagomys, 11. VI. 1960, leg. Kurnakov. – 1 (1) ml [ZISP], same area, Kaveshir. – 1 ex. [AK], Mt. Akhun, Agura Valley, 300 m, 24. V. 1993, leg. Koval. – 3 ex. [AK, IB], Agura River, 22. IX. 1977, leg. Miroshnikov. – 1 ex. [IB], same area, Krasnaya Polyana, Estosadok, 1020 m, 11. IX. 1978, leg. Belousov. – 1 (1) ml, 2 fms [ZISP], same locality. – 11 ex. [ZISP, ZMUM, AK], Atshishkho Mt. Range, Beshenka River, 18. VII. 1986, leg. Koval. – 9 ex. [ZISP, IB], same area, Khosta, 24. VIII. 1980, leg. Korolev. – 1 ex. [AK], same area, Aibga Mt. Range, 13. VI. 1987, leg. Koval. – 1 ml [IB], same area, Ubinskaya, Papai Mt., 23.–25. VII. 1992, leg. M. & V. Savitzkyi. – 2 ex. [MPU], Kamyshanova Polyana, 8. VI. 1985, leg. Utianskaya. – 1 ml, 3 fms + 8 ex. [ZISP], same area, Shuntuk, 1. VI. 1933, leg. Arnoldi. – 15 ex. [ZISP, ZMUM, IB], Nikel, 500 m, leg. Grebennikov. – 1 ml [VG], Guzeripl, 900 m, 3. VII. 1991, leg. Grebennikov. – 1 ex. [MPU], same locality, 19. VII. 1986, leg. Danilevskyi. – 1 ex. [ZISP], same locality, 7. VI. 1970, leg. Danilevskyi. – 2 fms [ZISP], Lagonaki, sources of Kurdzhips River, 1700 m, 10. VII. 1991, leg. Grebennikov. – 1 fm [ZISP], same locality, 2000 m, 5. VII. 1989, leg. Kazantsev. – 1 fm [ZISP], same locality, forest, 1600–1900 m, 7. VII. 1993, leg. M. & V. Savitzkyi. – 2 ex., Adygei Autonomous Region, valley of Sakhai River, 800–1000 m, 26. VIII. 1993. – 1 ml, 3 fms [VG], Caucasian State Reserve, Umpyr, 15. VI. 1992, leg. Grebennikov. – 5 ex. [AK, IS], Mostovskoy Distr., Novoprokhladnoe, 600 m, 3. VI. 1993, leg. Koval. – 22 ex. [ZISP, AK], same area, Mt. Bolshoi Tkhatsh, 1800 m, 5. VI. 1993, leg. Koval. – 2 ex. [ZISP], 10 km W Dakhovskaya, 1000 m, 4. VII. 1993, leg. Savitskyi. – 2 mls, 2 fms [ZISP, IB], same area, Chertovy Vorota Mts, 21. VI. 1990, leg. Belousov. – 1 ml [IB], same area, valley of Urushten River, 22. VI. 1990, leg. Belousov.
Stavropol Prov.: 12 (5) mls, 13 (3) fms [ZISP], Stavropol Kavkazskyi, 29. IV. 1932, leg. Lutshnik. – 4 ex. [ZISP], same locality, 5. IV. 1923, leg. Lutshnik. – 2 ex. [ZISP], same locality, 3. X. 1923, leg. Lutshnik. – 2 fms [VG], Stanitsa Peredovaya, leg. Grebennikov. – 2 ex. [IB], Abishira-Akhuba Mt. Range, near Lesokiafar, right bank of Tshilik River, 4. VII. 1987, leg. Belousov. – 2 ex. [VG, IB], Arkhyz, Dukka Pass, leg. Grebennikov. – 4 ex. [IB], same area, sources of Sofia River, Tshaget-Tshat, 1500–2000 m, 3. IX. 1992, leg. Savitskyi. – 2 fms [VG], Karats-

hai, Gumbashi, 3. IX. 1991, leg. GREBENNIKOV. – 1 (1) ml [ZISP], Teberda env., 1300 m, 31. VII. 1983, leg. BELOUSOV.

Balkaria: 3 ex. [IB], Verkhnyaya Zhemtala, 7. VI. 1992, leg. BELOUSOV. – 1 ml [IB], same area, near Verkhnyaya Balkaria, 1600–1700 m, 10. VI. 1992, leg. BELOUSOV.

North Ossetia: 1 (1) ml [ZISP], Vladikavkaz, leg. ANTONOVA. – 2 mls [IB], same area, Stolovaya Mt., gorge of Gher-Tshon River, 500 m, 22. VI. 1989, leg. BELOUSOV. – 1 ex. [ZISP], same area, 21. V. 1993. – 2 ex. [IB], vic. Karmadon, 8.–9. VIII. 1983, leg. BELOUSOV. – 1 ex. [ZISP], Lesistyi Mt. Range, Ganakh, 2. VII. 1987, leg. KOZLOV. – 1 ex. [MU], Ters Prov., Balta, 21. V. 1908, leg. STSHUKIN. – 1 ex. [VG], North Ossetian State Reserve, kordon Unal, 3. VIII. 1991, leg. GREBENNIKOV.

Daghestan: 3 ex. [ZISP, IB], Bezhta env., Mezhduretshie, 21. VI. 1979, leg. G. ABDURAKHMANOV. – 5 ex. [ZISP, IB], Akhtytshai, 2000 m, 16. VI. 1983, leg. BELOUSOV. – 2 ex. [IB], same area, near Kusur, 17. VII. 1984, leg. BELOUSOV. – 22 (2) ex. [ZISP, IB], Kurush env., 26.–27. IX. 1983, leg. BELOUSOV. – 2 mls, 1 fm [IB], same locality, 23. VIII. 1986, leg. DAVIDIAN. – 1 fm [ZISP], same locality, leg. ABDURAKHMANOV.

Abkhazia: 2 ex. [AK], Gagrskiy Mt. Range, Mt. Mamdzyshkha, 1300 m, 29. VII. 1981, leg. KOVAL. – 2 ex. [ZISP, AK], same area, Telebash Mt. Range, 19. VIII. 1986, leg. KOVAL. – 4 mls, 2 fms [IB], same area, watershed of Khashupse & Kholodnaya Rechka rivers, 9. VI. 1991, leg. BELOUSOV. – 23 ex. [ZISP, ZMUM, AK, IK], Gudauta Distr., near Khuap, 31. V. 1986, leg. KOVAL. – 3 mls [IB], same area, W slope of Adzapsh Mt., 12. VI. 1991, leg. BELOUSOV. – 2 ex. [AK], same area, Bzybian Mt. Range, Mt. Turetskaya Shapka, 14. VIII. 1986, leg. KOVAL. – 1 ex. [AK], same area, Mtsaga River, 17. VII. 1987, leg. KOVAL. – 5 ex. [ZISP, IB], Sakeni, 450 m, 3. VIII. 1983, leg. BELOUSOV. – 1 ex. [ZISP], Mts near lake Amtkel, 17. VIII. 1958, leg. KURNAKOV. – 1 fm [ZISP], E. Abkhazia, Dzhampal River, 31. VIII. 1986, leg. PRASOLOV. – 1 fm [IB], same area, Tshamagvara Mt., 1940 m, 7. VI. 1989, leg. BELOUSOV. – 1 ex. [IB], Klukhor Pass, 1900 m, 3. VIII. 1983, leg. BELOUSOV. – 35 ex. [ZISP, ZMUM, AK, IB], same area , Kodorian Mt. Range, B. Khodzhal River, 15. VIII. 1986, leg. KOVAL. – 2 fms [IB], same area, Akhatshku Mt., 4. V. 1989, leg. BELOUSOV.

Georgia: 3 ex. [IB], W Mingrelia, near Dzhvari, valley of Intsira River, 29. V. 1988, leg. BELOUSOV. – 1 ml [IB], Low Svanetia, upper reaches of Mannanauri River, 18. VII. 1990, leg. BELOUSOV. – 1 ml, 1 fm [IB], Ratsha, S slope of Mamisson Pass, near Shovi, 23. VII. 1985, leg. BELOUSOV. – 1 fm [IB], same area, Ratshinskyi Mt. Range, S slope of Lebeurismta Mt., forest, 16. VII. 1987, leg. BELOUSOV. – 1 (1) ml [ZISP], Borzhom, 3. IV. 1895. – 1 (1) fm, same area, Bakuriani, 9. X. 1932, leg. KIRSCHENBLATT. – 14 ex. [ZISP, IB], same locality, 1700 m, 15. VIII. 1983, leg. BELOUSOV. – 15 (5) mls, 13 (3) fms [ZISP], Lagodekhi Reserve, 29. V. 1977, leg. KRYZHANOVSKY. – 1 (1) fm + 2 ex. [ZISP], same locality, 28. V. 1965, leg. KRYZHANOVSKY. – 4 ex. [ZISP], same locality, 25. VI. 1984, leg. BELOUSOV. – 3 ex. [IB], Lagodekhi env., Ninigori, 680 m, 22. V. 1979, leg. BELOUSOV. – 6 ex. [ZISP, IB], same locality, pass from Ninigori to Tsumelukh, 24. V. 1979, leg. BELOUSOV. – 1 ex. [ZISP], Kutaisi env., Sataplia Reserve, 30. I. 1989, leg. GAVRIUSHIN. – 2 ex. [MPU], same locality, 28. I. 1987, leg. MAKAROV. – 1 fm, 2 ex. [ZMUM], Tkibuli, Mukhura, 23. X. 1981, leg. GOLOVATCH. – 1 (1) ml [ZISP], Kizil-Kilisa, near lake Tabitzkhuri, 18. V. 1909, leg. BERG. – 1 (1) ml [ZISP], Ed. Betania, prope Tiflis, 12. V. 1929, leg. KIRSCHENBLATT. – 1 (1) fm [ZISP], Antsal-Or Valley, Sign., Tiflis, 25. VII. 1913, leg. MLOKOSEVITCH. – 3 mls, 2 fms [IB], Meskhetian Mt. Range, Gomis(m)ta, 1900–2200 m, 10.–12. VIII. 1987, leg. BELOUSOV.

Azerbaidjan: 6 ex. [IB], Belokany Distr., middle course of Mazumtshai River, 28. VI. 1984, leg. BELOUSOV. – 47 (3) ex. [ZISP, IB], Zakataly, 600 m, 20. VIII. 1982, leg. BELOUSOV. – 15 (2) ex. [ZISP, IB], same locality, 8. X. 1983, leg. BELOUSOV. – 1 ex. [IB], same locality, 5. V. 1983, leg. DAVIDIAN. – 12 ex. [ZISP, IB], same area, Talatshai, 6. VIII. 1977, leg. BELOUSOV. – 3 ex. [IB], same locality, Tala, 2. IV. 1983, leg. BELOUSOV. – 2 ex. [IB], same locality, Perzivan, 28. X. 1982, leg. DAVIDIAN. – 2 ex. [IB], same locality, 22. IV. 1983, leg. DAVIDIAN. – 3 ex. [IB], same locality, 13. IV. 1983, leg. DAVIDIAN. – 15 ex. [ZISP, IB], same locality, 9. VII. 1986, leg. DAVIDIAN. – 3 (1) ex. [IB], Zakataly Distr., Dindiyskiy Pass, 2600 m, 16. X. 1983, leg. BELOUSOV. – 2 ex. [IB], Kakhi Distr., near Sarybash, 2000 m, 12.–13. VI. 1983, leg. BELOUSOV. – 2 (1) ex. [IB], Sheki Distr., Shintshai River, 18. VI. 1983, leg. BELOUSOV. – 16 ex. [ZISP, ZMUM, IB], Vartashen, 2. VII. 1982, leg. BELOUSOV. – 3 ex. [IB], same area, Nazartshai River, 1200–1700 m, 15. VIII. 1984, leg. BELOUSOV. – 2 mls [IB], same locality, Goodontshai Valley in basin of Khalkhaltshai,

20. VIII. 1984, leg. Belousov. – 4 mls, 3 fms [ZISP, IB], W Laghitsh, S Babadagh Mt., sources of Ghirdimantshai River, 14. IX. 1984, leg. Belousov. – 3 ex. [IB], same locality, between Ismailly and Dzhulnya, 11. IX. 1984, leg. Belousov. – 1 ex. [IB], Shemakha, 3. VII. 1977, leg. Belousov. – 9 ex. [IB], same area, Purkuli Reserve, 20.–26. V. 1984, leg. Logunov. – 3 ex., same locality, 6.–7. IX. 1984, leg. Logunov. – 7 ex. [ZISP, IB], Kuba env., 25. IX. 1982, leg. Belousov. – 6 ex. [MPU, IB], same locality, 21. VI. 1984, leg. Makarov. – 13 ex. [ZISP, IB], Kusary Distr., Shakhnabadtshai River, 22. VII. 1982, leg. Belousov. – 1 ex. [IB], same locality, Kurush Pass, 24. VIII. 1986, leg. Davidian. – 23 /(2) ex. [ZISP, ZMUM, IB], Mt. Shakh-Dagh, Sudur, 25. IX. 1984, leg. Belousov. – 2 ex. [IB], same locality, NW slope of Shakh-Dagh Mt., Tsolakh-Yayla, 24.–25. IX. 1983, leg. Belousov. – 1 (1) fm [ZISP], same locality, 1. X. 1933, leg. Bogatshev. – 3 ex. [IB], same area, Laza env., 23. VII. 1982, leg. Belousov. – 1 ml [IB], Kunakhkend Distr., Velvilitshai Valley, 5.–9. IX. 1985, leg. Davidian. – 2 ex. [IB], Divitshi Distr., sanat. Galalty, 8. VI. 1985, leg. Davidian. – 6 ex. [IB], the easternmost part of the Caucasus Major, Diubrar Mt., 22. IV. 1984, leg. Belousov. – 1 ex. [IB], same area, valley of Atatshai River, between Khyzy & Alty-Agatsh, 21. IV. 1984, leg. Belousov. – 18 (1) ex. [ZISP, IB], Turiantshai, 18.–19. V. 1983, leg. Belousov. – 6 ex. [ZISP, IB], Murovdagh Mt. Range, Shamkhortshai, 1500–2500 m, 4. X. 1982, leg. Belousov. – 17 ex. [ZISP, IB], same locality, Khan-Bulak, 29. IX. 1982, leg. Belousov. – 1 ml [IB], same area, Khanlar, Taganly, Ghyandzha River, near Tshaikend, 1. VIII. 1984, leg. Belousov. – 1 ex. [IB], same locality, 19. IX. 1986, leg. Davidian. – 2 mls, 1 fm [IB], same locality, Gheyghoel Reserve, Kiapaz Mt. Range, 2. VIII. 1984, leg. Belousov. – 6 ex. [IB], same area, N spurs of Ghodzhadagh Mt., near Rustam-Aliev, 29. VIII. 1984, leg. Belousov. – 7 ex. [IB], same area, N slopes of Murovdagh Mt. Range, Shakh-Dagh Mt., 25.–26. VIII. 1984, leg. Belousov. – 1 ml, 2 fm [IB], S slopes of Murovdagh Mt. Range, Turaghai Pass, near Yanshak Village, 1500–2500 m, 5. VIII. 1984, leg. Belousov. – 1 ml, 2 fms [IB], Kelbadzhary Distr., near Istisu, Dalidagh Mt., 2300–3200 m, 6. VIII. 1984, leg. Belousov. – 3 (3) mls, 2 (2) fms, + 11 ex. [ZISP], Karabakh, Lysogorsk, leg. Bogatshev. – 2 mls, 1 fm [IB], same locality, E slope of Sarybaba Mt., 1800–2000 m, 18. X. 1984, leg. Belousov. – 3 ex. [IB], same range, Ghyrkhghyz Mt., 11. VIII. 1985, leg. Davidian. – 1 ml, 1 fm [ZIU], same area, Shusha env., Dushatly, 1100 m, 1. V. 1983, leg. Dolin. – 1 (1) ml + 2 ex. [ZISP], same area, Sandzharady, 3. VI. 1909, leg. Kiritshenko. – 5 (1) ex. [IB], Zangelan env., 16. V. 1983, leg. Belousov. – 6 (1) ex. [ZISP, IB], Talysh, Lerik, 900 m, 11. VII. 1983, leg. Belousov. – 7 ex. [IB], same locality, 5–10 km E Lerik, near village Azerbaidjan, 11. VII. 1983, leg. Belousov. – 4 (4) mls, 1 (1) fm + 4 ex. [ZISP], same locality, 12. V. 1909, leg. Kiritshenko. – 9 (3) ex. [IB], same locality, Mastail, 5. VII. 1983, leg. Belousov. – 5 ex. [ZISP, IB], same area, Zuvant, Amburdere, 9. VII. 1983, leg. Belousov. – 16 (2) ex. [IB], same area, Galabyn, 6.–7. VII. 1983, leg. Belousov. – 5 (1) ex. [IB], same area, Pirasora, Orant, 9. VII. 1983, leg. Belousov. – 13 (5) [ZISP, IB], same area, Veri, 2.–3. VI. 1983, leg. Belousov. – 3 ex. [MU], Zuvant, Mistan Mt. Range, Dzhon (= Dzhuni), leg. Kazantsev. – 4 (4) mls, 1 (1) fm + 24 ex. [ZISP], Zuvand, Aiuliakeran, 3. VIII. 1981, leg. Znoiko. – 1 ml [AZ], Talysh, Alexeevka, 15. VI. – 28. IV. 1993, leg. Shamaev. – 32 ex. [ZISP, IB], same area, Alazapin (Bilyasary), Khanbulak River, 18.–19. VII. 1984, leg. Belousov.

Nakhichevan: 11 ex. [IB], Ordubad env., Nius-Nius, 4. VII. 1984, leg. Belousov. – 1 ex. [IB], right bank of Vanandtshai, above Yukhary-Aza, 8. VII. 1984, leg. Belousov.

Armenia: 4 mls, 1 fm, 11 ex. [ZISP, IB], N slopes of Murovdagh Mt. Range, 24. VIII. 1984, leg. Belousov. – 1 (1) fm + 1 ex. [ZISP], Dzhalal-Ogly (= Stepanavan). – 1 (1) ml [ZISP], same locality, 10. V. 1986, leg. Kaerperov (?). – 2 ex. [IB], W spurs of Gegamskiy Mt. Range, Garni vic., 28. V. 1979, leg. Belousov. – 5 ex. [EK], Leninakan env., 5. VI. 1989, leg. Kravets. – 1 ex. [IB], Kavirli Mt., S Vorotan Pass, 14. VII. 1984, leg. Belousov. – 2 ex. [IB], Zanghezur Mt. Range, Mt. Kaputdzhukh, 2400–2800 m, 9. VI. 1982, leg. Belousov. – 1 (1) ml, 4 ex. [IB], same locality VI. 1986, leg. Davidian. – 1 ml [ZIU], same area, Kadzharan Distr., 16. VI. 1977, leg. Dolin. – 1 ex. [ZIA], Dilizhan env., Agartsyn, 4. VII. 1980, leg. Kalashian. – 1 ex. [IB], same locality, NW tributary of Agstev River, 1800 m, 31. VII. 1986, leg. Davidian. – 1 ex. [ZIA], Sevan Plateau, Semenovka, 30. VI. 1976, leg. Kalashian. – 1 fm [MPU], Megri Distr., Niuvedy, 26. IV. 1983, leg. Yanushev. – 1 ml [ZIU], same locality, 26. IV. 1983, leg. Dolin. – 1 ex. [IB], same area, Litshk, 29. VI. 1983, leg. Belousov.

Redescription

Medium-sized, body length 4.55–5.80 (5.25) mm. Subconvex. Upperside dark blue, shining, sometimes with greenish lustre; legs flavous, femora strongly darkened, usually only distal quarter light; antennae distinctly darkened beginning from apical half of the antennomere 3.

Head moderate in size, 1.16–1.32 (1.25) times as wide as pronotum. Frontal furrows deep and irregular, at bottom slightly transversely rugose, with a few, very fine and small punctures; sometimes a similar punctuation distinguishable also on vertex. Eyes flattened, ca. 3.0–4.0 (3.5) times as long as temporae; posterior supraorbital seta level to rear eye margin. Antennae moderate in length, not reaching to level of elytral fore discal pores; 3rd antennomere 2.7–3.2 (2.9) times as long as wide and a little less than 1.5 times as long as the 2nd.

Pronotum (Fig. 7) cordate, its sides strongly sinuate before large and rectangular hind angles, comparatively transverse, 1.24–1.40 (1.30) times as wide as long and 1.27–1.40 (1.34) times as wide at broadest part as at base. Latter somewhat salient, slightly oblique on sides, on the average 1.05 times as wide as front margin. Front angles very small but slightly projecting forwards. Lateral gutter moderately reflexed throughout. Basal surface of pronotum strongly punctured and vaguely rugose longitudinally. Transverse apical impression sharply engraved but interrupted near median line, with a few fine punctures; basal impression relatively deep but indistinctly outlined; basal foveae small, very strongly impressed; postangular carina thin and long, almost straight; median line superficial, becoming deeper at level of both transverse impressions and interrupted near front and hind margins of the pronotum.

Elytra ovate, somewhat parallel-sided in middle part, broadest at midlength or just behind it and there 1.51–1.63 (1.57) times as long as wide combined, 1.91–2.14 (2.01) times as wide as head and 3.17–3.45 (3.35) times as long as pronotum. Six inner discal striae of elytra deep and strongly punctured (distance between punctures often comparable with their diameter). Stria 7 superficial, consisting of small and fine, isolated punctures. All striae much more shallow toward apex but even there distinguishable. Both apical pores in a well-developed, continuous, apical striola joining stria 5 anteriorly. All pores of humeral group of umbilicate series usually equidistant. Posterior discal pores about level to median group of umbilicate series. Discal formula 26–34 (30)/56–68 (64).

Usually microsculpture completely missing on the dorsum except for vertex and most of elytral apex.

Two proximal segments of male protarsi dilated, feebly inwards dentate and furnished with adhesive soles beneath, tarsomere 1 being ca. 1.5 times as long as wide.

Aedeagus (Fig. 10) large with an outwards projecting endophallus armature.

Spermatheca (Fig. 27) relatively small, its apical and basal parts subequal, former without distinct constriction. Spermathecal ductus as a regular polycoil spiral with a more or less strongly sclerotized stripe inside.

Variability

The most high-montane populations are characterized by flatter eyes, a more strongly depressed body with less strongly salient humeri, and highly delicate elytral striae, all this providing a striking superficial resemblance of e. g. the Shalbuzdagh

population, East Caucasus, with the sympatric *Bembidion sevanense asiorum* Müller-Motzfeld (Belousov & Müller-Motzfeld, 1990).

Only specimens deriving from southeastern Transcaucasia display the elytra covered with an exceptionally superficial but distinguishable microsculpture, completely in females and at least on the posterior half in males. By this character, these populations are similar to *B. adygorum* n. sp., described below, but they usually differ from it by the less convex eyes that are even flatter than in the typical *B. fraxator*. On the other hand, some individuals from the above deviating populations exhibit a more or less strongly developd elytral spot. In this case, habitually they approach *B. dalmatinum haupti* Reitter. In addition, such specimens seem to display a clear-cut preponderance to lower terrain elevations (not higher than 1800 m a. s. l.) combined with more strongly convex eyes. This even reinforces their habitual resemblance with *B. dalmatinum haupti*. However, both forms are easily distinguishable in the latter's virtually missing elytral microsculpture.

Notes

This is the most common, widespread and variable consubgener in the Caucasus, also populating the greatest variety of habitats. This species differs from the most closely related *B. dalmatinum haupti* and *B. adygorum* n. sp. in the considerably flatter eyes, from the former also by the monochromous elytra, from the latter by the more strongly obliterated microsculpture and darker antennae and femora. The above polymorphism, especially in specimens from the extreme southeast of the Zanghezur Mountain Range, Armenia, i. e. at the range border of the species concerned with *B. dalmatinum haupti*, suggest a hybridization zone between them. However, deficiencey of comparative material does not allow yet to solve this problem. It is even possible that this Zanghezur population actually represents a subspecies of its own.

Distribution

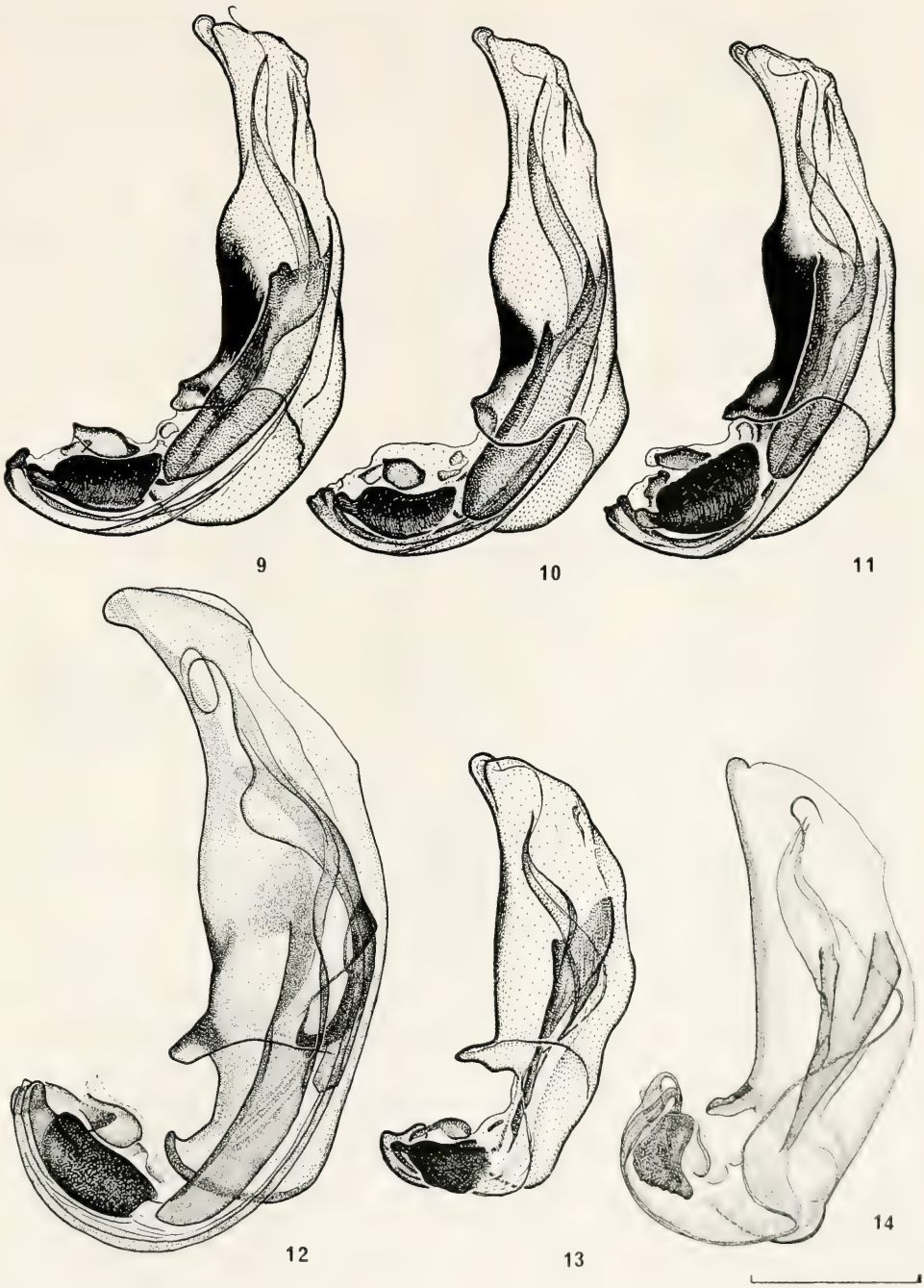
Widespread all over the Caucasus including the Talysh Mts (Fig. 34).

5.2. *Bembidion dalmatinum haupti* Reitter (Figs 9, 32, 33, 34)

Bembidion biguttatum Motschulsky, 1850, Käf. Russl.: 9 (nom praeoccup.), nec Fabricius.
Bembidion haupti Reitter, 1908, F. Germ.: 110 (Loc. typ. Araxesthal bei Ordubad).
Bembidion haupti: Csiki, 1928, Cat. col.: 92.
Bembidion dalmatinum ssp. *haupti*: Netolitzky, 1943, Koleopt. Rundsch., 29: 46.
Bembidion nitidulum haupti: Iablokoff-Khnzorian, 1976, Fauna Armen. SSR, 1: 182.
Bembidion nitidulum haupti: Müller-Motzfeld, 1986, 30 (1): 39.

Material examined

Armenia: 2 mls [IB], W slope of Ghegam Mt. Range, Garni-Gokhta, 15. V. 1979, leg. Belousov. – 32 (3) mls, 41 (2) fms [ZISP, IB], Vedi env., 8. X. 1982, leg. Belousov. – 5 ex. [IS], same locality, 7. X. 1982, leg. Lukhtanov. – 1 ml [ZIU], Khosrov, 2100 m, 15. VI. 1986, leg. Dolin. – 18 ex. [IB], same area, valley of Arpatshai River, 13. VII. 1984, leg. Belousov. – 1 ml, 1 fm [IB], same area, near Martiros, 12. VII. 1984, leg. Belousov. – 4 ex. [ZIA], Armenia, Ekhegnadzor, 3. VIII. 1983, leg. Kalashian. – 1 ex., Biurakan, Amberd, 14. VII. 1986, leg. Kalashian. – 1 fm [IB], Shamshadin Distr., 1800 m, 19. VI. 1986, leg. Golovatch. – 1 ex. [IB], Megri env., 30. VI. 1983, leg. Belousov.



Figs 9–14. Median lobe of aedeagus of *Peryphanes*-species. – 9. *B. dalmatinum haupti* Rtt., Nius-Nius; – 10. *B. fraxator* Mén., Lagodekhi; – 11. *B. adygorum* n. sp., Tshkhalta; – 12. *B. stephensi* Crotch, St. Petersburg env.; – 13. *B. lirykense* Rtt., Hyrcan Reserve; – 14. *B. hissaricum* Net., Ghissar Mt. Range. – Scalebar: 0,5 mm.

Nakhichevan: 3 mls, 3 fms [IB], Daralagoez Mt. Range, Kiukiu Mt., 9. VII. 1984, leg. Belousov. – 1 ex. [IB], Ordubad env., Nius-Nius, 4. VII. 1984, leg. Belousov. – 2 fms [MPU], Buzgov, 16. VI. 1983, leg. Kaziutshits.
Azerbaidjan: 1 fm [IB], Talysh, Avrora env., 9. VII. 1977, leg. Dolin.
Turkmenia: 1 ml [MPU], Kopetdagh, Yeldere, Siunt, 29. VI. 1985, leg. Kaziutshits. – 3 ex. [IB], same locality, 14. X. 1980, leg. Gromov.

Redescription

Medium-sized, although somewhat greater as compared with the most closely related Caucasian species, body length 5.20–5.95 (5.50) mm. Subconvex, sides subparallel in middle part. Upperside dark blue, shining, elytra with vaguely delimited reddish spots at apical third; legs flavous, femora strongly darkened, only just at apex light; antennae as well as penultimate segment of labial palpi dark, only scapus and to some extent antennomeres 2 and 3 yellowish.

Head comparatively small, only 1.15–1.35 (1.21) times as wide as pronotum. Frontal furrows deep and irregular, at bottom slightly transversely rugose, with a few fine but usually distinct punctures. Eyes comparatively convex, 3.9–6.5 times as long as temporae (in males larger, this index on the average being 5.7 versus 4.8 in females); posterior supraorbital seta markedly in front of rear eye margin. Antennae moderate in length, usually not reaching to level of fore discal pores; their 3rd segment about 2.7 times as long as wide and ca. 1.5 times as long as the 2nd.

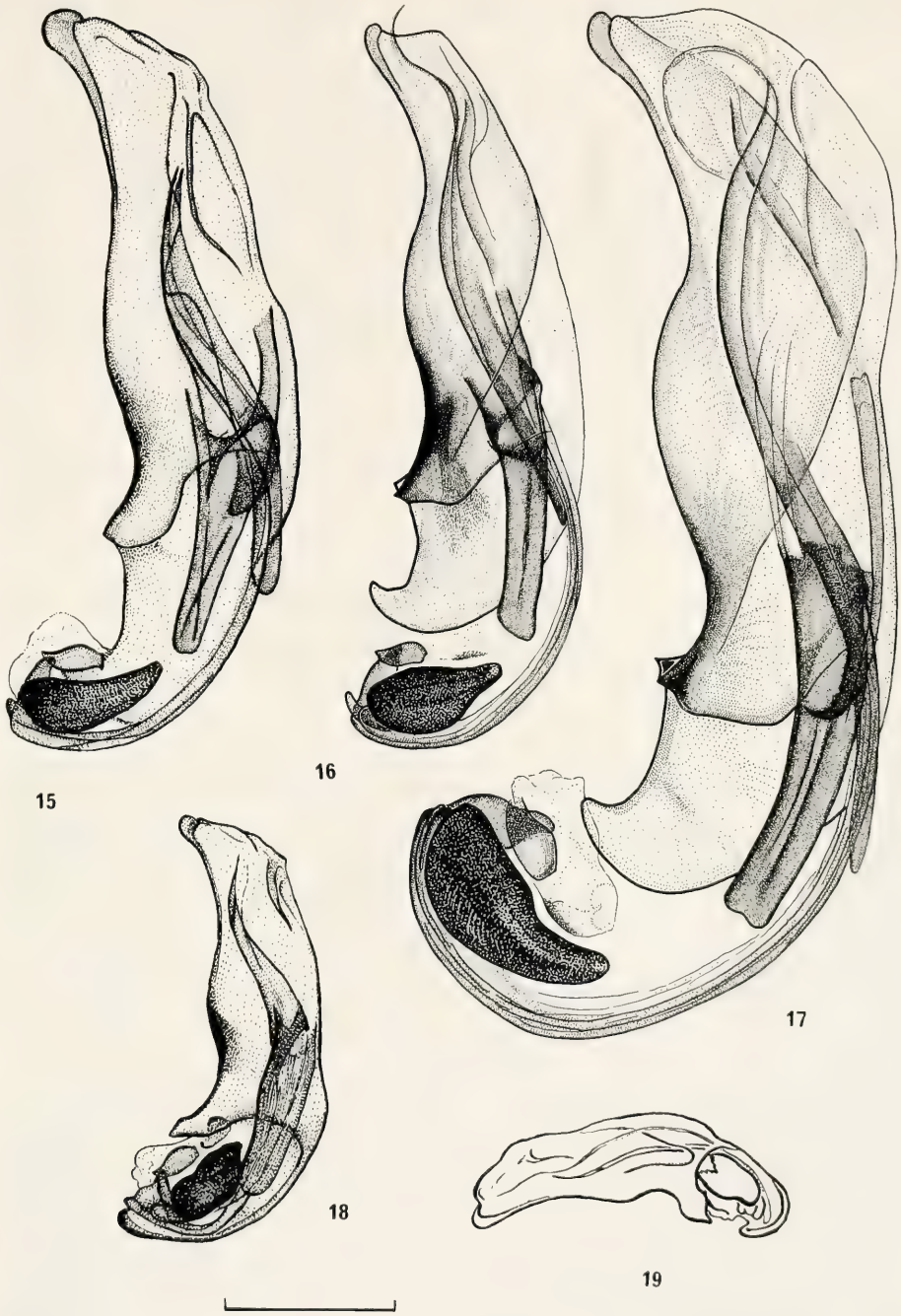
Pronotum cordate, comparatively transverse, its sides strongly sinuate before large and rectangular hind angles, 1.27–1.38 (1.33) times as wide as long and 1.32–1.38 (1.33) times as wide at broadest part as at base. Latter somewhat salient, slightly oblique on sides, about 1.05 times as wide as front margin. Front angles very small and slightly projecting forwards. Lateral gutter moderately reflexed. Basal surface of pronotum strongly punctured and vaguely rugose longitudinally. Transverse apical impression sharply engraved but interrupted near median line, with a few fine punctures; basal impression relatively deep but indistinctly outlined; basal foveae small and very strongly impressed; postangular carina thin and long, almost straight; median line well-developed but relatively superficial.

Elytra convex and ovate, subparallel in middle part, their maximum width distinctly behind midlength, 1.48–1.61 (1.58) times as long as wide combined, 1.87–2.11 (for males averaging 1.91 versus 1.97 in females) times as wide as head and 3.26–3.44 (3.37) times as long as pronotum. Six inner discal striae of elytra deep and strongly punctured (distance between punctures considerably less than their diameter). Stria superficial, consisting of small, fine, isolated punctures, all interspaces flat. All striae much more shallow toward apex, but even there distinguishable. Both apical pores in a well-developed, continuous, apical striola joining stria 5 anteriorly. Humeral pores 2 and 3 closer each to other as compared with other pores of humeral group of umbilicate series, first one being especially distant from others. Posterior discal pores about level to median group of umbilicate series. Discal formula 29–33 (31)/61–70 (64).

Microsculpture completely obliterated, visible only just at apex of the elytra.

Two proximal segments of male protarsi dilated, feebly inwards dentate and furnished with adhesive soles beneath, tarsomere 1 being about 1.5 times as long as wide.

Aedeagus (Fig. 9) as in nominotypical subspecies, large with an outwards projecting endophallus armature.



Figs 15–19. Median lobe of aedeagus of *Peryphanes*-species. – 15. *B. olegleonidovici* Fas., Lazarevskoye; – 16. *B. phryganobium* n. sp., Vedi.; – 17. *B. imereticum* n. sp., Borzhomi; – 18. *B. deletum* Serv., Gorgany; – 19. Outline of the aedeagus in the same scale, *B. brunnicorne* Dej., Lazarevskoye. – Scalebar: 0,5 mm.

Spermatheca (Fig. 32) distinctly larger as compared with that of *B. fraxator* Ménétriés, but much smaller than in *B. adygorum* n. sp.

Notes

This subspecies is easily distinguishable from the nominotypical one by the colour of the dorsum, the latter with two reddish apical spots on the elytra. Its distribution touches that of *B. fraxator* in the north. Along the boundary between them, both taxa considered differ from each other also by the shape of the eyes (see Fig. 33), more strongly protruding in *B. dalmatinum haupti,* as well as in the somewhat greater size and more transverse pronotum in the latter taxon. It is worthy noting that the southernmost populations of *B. fraxator* often possess a more strongly developed microsculpture perceptible also on the anterior part of the elytra at least in the female, this also permitting a secure separation of both species in question.

Distribution and ecology

This species occurs mainly in the most arid landscapes of Transcaucasia (Fig. 33), however avoiding plains. Met with in Nakhichevan and the Talysh at low elevations, at most hardly exceeding 2000 m a. s. l.

5.3. *Bembidion adygorum* **n. sp.** (Figs 2, 11, 28, 35)

Bembidion nitidulum hybridum: Müller, 1918, Koleopt. Rundschau, 7: 88 (part.).
Bembidion nitidulum ab. *reticulatum* Iablokoff-Khnzorian, 1976, Fauna Armen. SSR, 1: 182 (Loc. typ. Idzhevan).
Bembidion dalmatinum: Müller-Motzfeld, 1986, 30 (1): 37, fig. 5, prep. N 1596 (part.).

Holotype: 1 ml [ZISP], Bzybian Mt. Range, Mt. Turetskaya Shapka, 2. VIII. 1988, leg. Koval.

Paratypes: 17 (1) mls, 8 fms [ZISP, AK, IB], same data as holotype. – **Krasnodar Prov.:** 1 (1) ml, 1 fm [ZISP], Cauc. Occid., regio maritima, leg. Starck. – 1 (1) ml [IB], Gelendzhik env., 20. IV. 1990, leg. Shestopalov. – 1 (1) ml, 1 fm [AK], Tuapse Distr., 6 km SE of Olginka, 27. VI. 1987, leg. Koval. – 1 ml [AK], same locality, near Dederkoi, Dederkoi Valley, 4. VII. 1987, leg. Koval. – 1 ml [IB], same area, Semashkho Mt., 19. VI. 1987, leg. Belousov. – 3 (2) mls, 1 fm [AK], NW of Lazarevskoe (Sochi), aul Nadzhigo, Makopse River, 2. VIII. 1987, leg. Koval. – 1 (1) ml [AZ], Sochi, Lazarevskoye, 24. VI. 1985, leg. Zamotajlov. – 2 mls [AK], same area, Krasnoalexandrovskyi, Bekishei River, 12. VIII. 1984, leg. Koval. – 1 (1) fm [IB], Psezuapse River, 22. VII. 1984, leg. Prasolov. – 5 mls, 1 fm [ZISP, IB], same locality 300–400 m, 19. VII. 1984, leg. Prasolov. – 2 (1) mls, 4 fms [ZISP, AK], same locality, Alexeevskoe, 19. VII. 1984, leg. Koval. – 3 (1) ml, 2 fms [AK], same area, Tatianovka, 5. VII. 1987, leg. Koval. – 1 ml [AK], same locality, 6. IX. 1987, leg. Koval. – 3 fms [IB], same area, Soloniki, 22. VII. 1984, leg. Prasolov. – 4 (1) mls, 1 fm [AK], same area, Solokhaul, Shakhe River, 21. VI. 1986, leg. Koval. – 2 (1) mls, 1 (1) fm [AK], same locality, 1. VIII. 1987, leg. Koval. – 1 (1) fm [AK], Mt. Akhun, Agura Valley, 300 m, 24. V. 1993, leg. Koval. – 1 ml [SB], Kholmskyi, 13. VI. 1977, leg. Beloborodov. – 1 ml [ZISP], Cauc. occ., Krasnaja Polana, 30. VI. 1907, leg. Kiritchenko. – 1 (1) ml [ZISP], Cauc. occ., Krasa. Polana, leg. Dr. Lgocki (this specimen is labelled as follows: „*Peryphus nitidulum,* Netolitzky det."). – 1 (1) ml [ZISP], Mt. Stshetka, 30. VIII. 1986. – 1 ml, 1 fm, [IB], same area, Shessi Mt., 1. VI. 1992, leg. M. & V. Savitzkyi. – 1 fm [ZISP], Tuby-Lagonaki, 14. VII. 1963, leg. Kurnakov. – 1 fm [ZISP], Circassia, fl. Kitschmai. – 2 mls, 3 fms [ZISP], same area, Agura River, 30. VII. 1931, leg. Lutshnik. – 1 fm [IB], Ubynskaya, on light, 3. VII. 1988, leg. Perkovskyi. – 1 ml [ZISP], same locality, 4. VIII. 1977, leg. Korotyaev. – 1 fm [ZISP], same locality, 6. VII. 1970, leg. Danilevsky. – 1 fm [ZISP], same locality, 27. VI. 1988, leg. Perkovsky. – 1 ml, 1 fm [IB], same area, climb to Tkhab Mt., 26. VII. 1992, leg. M. & V. Sa-

VITZKYI. – 1 ex. [VG], Guzeripl, leg. GREBENNIKOV. – 1 fm [IB], same locality, 21. VI. 1986, leg. USHAKOV. – 6 mls, 7 fms [ZMUM, ZISP, IB], W Caucasus, Guzeripl env., foothills of Ingenernyi Mt. Range, 9.–10. VI. 1992, leg, M. & V. SAVITZKYI. – 1 fm [ZISP], Khamyshki, leg. ARNOLDI. – 1 fm [AK], Mt. B. Tkhatsh, 1800 m, 5. VI. 1993, leg. KOVAL. – 1 (1) ml [SB], Psebai env., Caucasian State Reserve, Laba River, 8. VII. 1982, leg. IVANOV.

Abkhazia: 1 ml [AK], Gagrskyi Mt. Range, Telebash Ridge, near Atshmarda, 19. VIII. 1986, leg. KOVAL. – 1 (1) ml, 1 fm [IB], Bzybian Mt. Range, N of Khuap, 1600–2000 m, 23.–24. VII. 1987, leg. BELOUSOV. – 1 fm [AK], same locality, 500 m, 25. VII. 1987, leg. KOVAL. – 1 (1) fm [AK], same locality, 31. V. 1986, leg. KOVAL. – 1 ml [ZISP], chaine de Bzyb, Distr. Gudauta, 23. V. 1958, leg. KURNAKOV. – 1 fm [IB], Gudauta Distr., 1–3 km N of Duripsh, 19. IX. 1985, leg. USHAKOV. – 1 fm [ZISP], same area, Otkhara, 11. III. 1955, leg. KURNAKOV. – 1 ml [ZISP], same locality, 17. IV. 1955, leg. KURNAKOV. – 13 mls, 14 fms [ZISP, AK], same locality, 8. VIII. 1988, leg. KOVAL. – 4 (1) mls, 1 fm [AK], same locality, 13. VI. 1986, leg. KOVAL. – 1 ml [AK], same area, Mtsagi River, 17. VII. 1987, leg. KOVAL. – 1 ml [AK], same area, Tshedym Mt. Range, Tshedym River, 5. IX. 1986, leg. KOVAL. – 1 (1) fm [ZISP], Sukhum, 4. IX. 1911, leg. ZAITSEV. – 2 fms [ZISP], same locality, 15. V. 1932, leg. BELIZIN. – 1 (1) ml [ZISP], same locality, 8. V. 1932, leg. BELIZIN. – 1 fm [IB], Tsimuri env., 8.–14. IV. 1990, leg. KAZANTSEV. – 1 fm [IB], same locality, 450 m, 17.–21. VII. 1990, leg. GUSAROV. – 1 fm [IB], same area, Ost-Gumista, VI. 1980, leg. GOTTWALD. – 4 (2) mls, 3 (1) fms [ZISP], Tshkhalta Valley, 24. VI. 1982, leg. DRABKIN. – 2 (2) mls, 2 fms [ZISP, IB], Dzhampal River, 1200 m, 29. VIII. 1986, leg. PRASOLOV. – 1 ml, 1 fm [IB], same locality, 28. VIII. 1986, leg. PRASOLOV. – 1 ml, 1 fm [AK], Bolshoy Khodzhal River, 16. VIII. 1986, leg. KOVAL.

Georgia: 1 (1) ml, 2 (1) fms [ZISP], Megrelian Mt. Range, 25. VI. 1962, leg. DZHAMBAZISHVILI. – 2 mls [AZ], Inguri Valley, Vedura River, Zeda-Vedi, 1200 m, 10.–11. V. 1991, leg. ZAMOTAJLOV & MIROSHNIKOV. – 1 ml [ZISP], Tkibuli, Mukhura, 23. X. 1982, leg. GOLOVATCH. – 1 fm [MPU], Kutaisi Distr., Mt. Sataplia, southern slope, 2. II. 1987, leg. MAKAROV. – 1 fm [ZISP], Ratsha, Shovi, 17. VII. 1949, leg. KURNAKOV. – 1 fm [IB], Adzharia, Khulo Distr., Ogara, 5. VIII. 1990, leg. GUSAROV.

Armenia: 1 fm, Idzhevan, near Gosh, „1503“, 27. V. 1980, leg. KALASHIAN. – 1 ml [ZIA], same locality, near Goshali Lake, 23. X. 1979, leg. KALASHIAN. – 1 fm [ZIA], same area, Dashkean (= Dashkesan?), Bluantshai, „567“, 15. VI. 1976, leg. KALASHIAN. – 1 ml, 1 fm [IB], same area, near Artsvashen (= Bashkend), 24. VIII. 1984, leg. BELOUSOV.

Azerbaidjan: 1 (1) ml, 1 (1) fm [IB], Murovdagh, Khanlar Distr., near Togana, 19. IX. 1986, leg. DAVIDIAN. – 3 mls, 3 fms [IB], same area, N spurs of Ghodzhadagh Mt. near Rustam-Aliev, 29. VIII. 1984, leg. BELOUSOV. – 1 (1) fm [IB], E part of the Caucasus Major, S Babadagh Mt., upper reaches of Ghirdimantshai River, 14. IX. 1984, leg. BELOUSOV.

Etymology

The species epithet derives from the people of Adyg, one of the Caucasian tribes.

Description

Medium-sized, body length 4.75–5.85 (5.25) mm. Subconvex, sides rounded, humeri protruding. Upperside blue, shining; legs flavous, femora darkened, usually only distal third light, but in some specimens almost entire femora light; antennae light, strongly darkened in the middle part beginning from apical half of antennomere 3.

Head comparatively large, only 1.18–1.32 (1.24) times as wide as pronotum. Frontal furrows deep and irregular, at bottom slightly rugose transversely, with a few very fine and small punctures, sometimes a similar, hardly distinguishable punctuation also on vertex. Eyes (Fig. 2) moderately convex, bout 3.5–5.8 (4.5) times as long as temporae; posterior supraorbital seta a little in front of rear eye margin. Antennae moderate in length, not reaching to level of fore discal pores; their 3rd segment 2.5–3.2 (2.9) times as long as wide and 1.25–1.55 (1.40) times as long as the 2nd.

Pronotum cordate, its sides strongly sinuate before large and rectangular hind angles, comparatively transverse, 1.27–1.39 (1.34) times as wide as long and 1.24–1.39 (1.34) times as wide at broadest part as at the base. Latter somewhat salient, slightly oblique on sides, 1.00–1.15 (1.05) times as wide as front margin. Front angles very small but slightly projecting forwards. Lateral gutter moderately reflexed. Basal surface of pronotum strongly punctured and vaguely rugose longitudinally. Transverse apical impression sharply engraved but interrupted near median line, with a few fine punctures; basal impression relatively deep but indistinctly outlined; basal foveae small and very strongly impressed; postangular carina thin and long, almost straight; median line superficial, becoming more shallow anteriad and usually posteriad but deep near both transverse impressions.

Elytra ovate, with prominent humeri, somewhat parallelsided in the middle part, broadest at midlength and there 1.44–1.59 times as long as wide combined (in males longer, on the average 1.56 versus 1.52 in females), 1.86–2.11 (2.00) times as wide as head and 3.17–3.47 (3.35) times as long as pronotum. Six inner discal striae of elytra deep and strongly punctured (distance between punctures less than their diameter). Stria superficial, consisting of small, fine, isolated punctures. All striae much shallower toward apex but even there distinguishable. Both apical pores in a well-developed, continuous, apical striola joining stria 5 anteriorly. Usually all pores of humeral group of umbilicate series either more or less equidistant or median pair somewhat more distant from first pore of humeral group. Posterior discal pores about level to median group of umbilicate series. Discal formula 26–34 (40)/55–68 (64).

Microsculpture missing on head and pronotum. Only vertex and elytra including humeral areas with a superficial but distinct microsculpture consisting of fine transverse meshes better distinguishable in females.

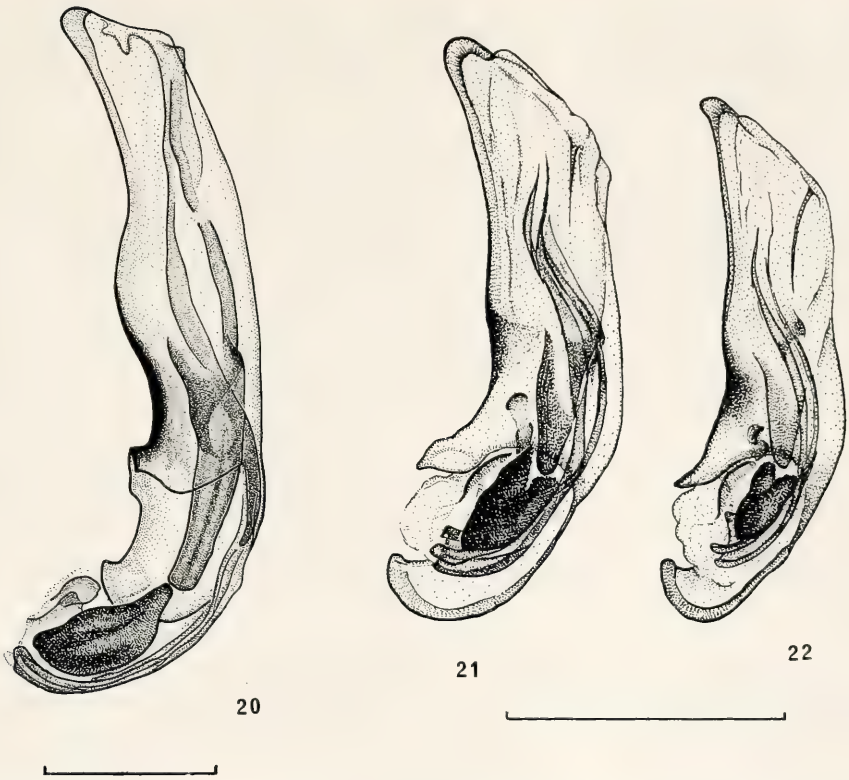
Two proximal segments of male protarsi dilated, feebly inwards dentate and furnished with adhesive soles beneath, tarsomere 1 being about 1.5 times as long as wide.

Aedeagus (Fig. 11) large, with an outwards projecting endophallus armature. Ribbon brush normally wider distally as compared with *B. fraxator*.

Spermatheca (Fig. 28) very similar in shape to that of *B. fraxator*, being easily distinguishable by the considerably larger size and somewhat longer and stronger swollen apical part.

Notes

This species is very closely related to the most common Caucasian consubgener, *B. fraxator* Ménétriés. Both species are very similar in the proportions and aedeagal conformation, differing mainly in the shape of the eyes and in microsculpture. The new species possesses more strongly protruding eyes (cf. Figs 2–3) and a better developed microsculpture of the elytra distinct even on their humeral areas in both sexes. In addition, the humeri of the new species are more strongly protruding. It is particularly surprising that such closely allied species are so readily distiguishable in the size of the spermatheca (cf. Figs 27–28), the latter being considerably larger in the new species. It is worthy noting that, in spite of the very faint differences in aedeagal conformation (the basal chitin platelet more strongly elongate in the new species), both species compared often coexist, remaining easily distinguishable externally. In the areas of sympatry, intermediate specimens have never been found.



Figs 20–22. Median lobe of aedeagus of *Peryphanes*-species. – 20. *B. grandipenne* Schaum, Lectotypus, Graecia; – 21. *B. brunnicorne*, Dej., Lazarevskoye; – 22. *B. milleri* Duval, Moldavia. – Scalebars: 0,5 mm.

In addition, this new species is habitually quite similar to the boreal *B. deletum* Serville, 1821 (= *B. nitidulum* Marsham, 1802), and it seems most likely that some former records of *B. nitidulum* (e. g. Jakobson, 1905: 286; Hieke & Wrase, 1988: 53) or *B. nitidulum hybridum* Apfelbeck (Apfelbeck, 1904; Müller, 1918) in the Caucasus actually refer to *B. adygorum* n. sp. This is even more probable as part of material so determined by Netolitzky has been revised here (see above). Topotypical specimens at our disposal, all deriving from the environs of Idzhevan (the locus typicus of *B. nitidulum* ab. *reticulatus* Khnzorian), are in perfect agreement with Khnzorian's description and might be referred also to the species considered. Finally, a certain similarity of the new species with *B. deletum hybridum* from the Balkan Peninsula, should be noted. According to Hieke & Wrase (1988: 53), the latter taxon actually belongs to *Bembidion dalmatinum* Dejean, 1831, this being ascertained by aedeagal structure. Both above taxa share the elytra covered with a more or less widespread (sensu the cited authors, developed only „am Ende der Flügeldecken" in *B. dalmatinum hybridum*) microsculpture and relatively light femora, but they are readily distinguishable by the much more strongly protruding eyes and by the more distinctly salient humeri in the Caucasian species.

Distribution

This species is widespread over the Caucasian region except for southeastern Transcaucasia (Fig. 35).

5.4. *Bembidion grandipenne* Schaum (Figs 20, 29)

Bembidium grandipenne Schaum, 1862, Berl. ent. Zeitschr. 6: 113 (loc. typ. Graecia).
Bembidion grandipenne: Jakobson, 1906, Beetles of Russia and West Europe, 4: 286.
Bembidion grandipenne: Csiki, 1928, Cat. col.: 98.
Bembidion grandipenne: Netolitzky, 1943, Koleopt. Rundsch., 29: 44.
Bembidion grandipenne: Hieke & Wrase, 1988, Dtsch. ent. Zeitschr., 35 (1–3): 54.
Bembidion freyi Netolitzky, 1937, Ent. Blätter 33: 214 (loc. typ. Beyrut).
Bembidion grandipenne freyi: Fassati, 1990, Acta Univ. Carol.: 168.
Bembidion grandipenne bulgardagense Fassati, 1990, Acta Univ. Carol.: 34: 168 (loc. typ. Bulghar Dagh).

Lectotype (here designated), male, labelled as follows: „55191", „*B. grandipenne* m. Graecia", *B. grandipenne* Sch. det. Netolitzky", „Zool. Mus. Berlin", „*Bembidion grandipenne* Schaum., Lectotypus, Belousov design." (ZMB, Berlin). Holotype dissected by us, conserved in euparal.

Paralectotypes: 1 male and 1 female, labelled as holotype but without Schaum's determination.

Further material examined

1 fm (ZISP), Vlachi Pirin, Mac. VII. 32 Mar. et Tab. labelled as follows „*Bembidion grandipenne* Sch., Dr Maran det.".

Redescription

Large-sized, body length 6.25–6.85 (6.59) mm. Moderately convex and elongate, sides rectilinearly divergent posteriorly toward apical third of the elytra. Upperside blue, shining, vertex and elytra usually tinged with reddish. Legs including femora light, flavous; antennae sometimes vaguely darkened in middle part beginning from apical half of antennomere 3. Penultimate segment of maxillary palpi darkened at apex.

Head 1.20–1.23 (1.21) times as narrow as pronotum. Antennae long, normally distinctly surpassing fore discal pores level; their 3rd segment 2.9 times as long as wide and 1.55–1.75 (1.65) times as long as the 2nd. Eyes moderate in size, subconvex, 3.2–4.0 (3.7) times as long as temporae. Posterior supraorbital seta level to rear eye margin. Frontal furrows deep and irregular, distinctly transversely rugose at bottom, very finely and sparsely punctured like adjacent parts of vertex.

Pronotum cordate, its sides strongly sinuate before large and rectangular hind angles, 1.23–1.28 (1.26) times as wide as long and 1.28–1.36 (1.32) times as wide at broadest part as at base. Latter somewhat salient, feebly oblique on sides, 1.02–1.07 (1.05) times as wide as front margin. Front angles very small and hardly protruding forwards. Lateral gutter relatively narrow. Basal surface of pronotum sharply punctured and vaguely rugose longitudinally. Transverse apical impression sharply engraved but obliterated near median line; basal impression relatively deep but indistinctly outlined; basal foveae small and very strongly impressed; postangular carina thin and long, almost straight; median line superficial, becoming shallower anteriad and toward base.

Elytra elongate and moderately convex, their sides subparallel, hardly divergent posteriad and widest at apical third, 1.57–1.68 (1.62) times as long as wide combined, 2.04–2.20 (2.13) times as wide as head and 3.48–3.65 (3.58) times as long as pronotum. Six inner striae of elytra well-impressed and strongly punctured, although distance between punctures distinctly greater than their diameter. Stria 7 superficial but distinguishable. All striae shallower toward apex but even there visible. Both apical pores in a well-developed, continuous, apical striola joining stria 5 anteriorly. Two inner pores of humeral group much closer to each other than to other humeral pores. Posterior discal pores level to median group of umbilicate series. Discal formula 29–36 (32)/63–71 (67).

Microsculpture dull on head and pronotum, distinct on elytra, forming there strongly transverse meshes.

Two proximal segments of male protarsi dilated, feebly inwards dentate and furnished with adhesive soles beneath, tarsomere 1 being about twice as long as wide.

Aedeagus (Fig. 20) relatively large, with endophallus armature rather strongly projecting outwards, 2.15 mm in length (lectotype). Ribbon brush touching lamina 1.

Spermatheca (Fig. 29) large, faintly constricted in middle of apical part, with spermathecal ductus enlarged, sclerotized, snake-looped.

Notes

From all taxa of the *grandipenne*-group except *B. olegleonidovici* the nominotypical subspecies is easily distinguishable by the flatter and smaller eyes as well as by the aedeagal conformation displayed by the lamina 1 touching the ribbon brush, a feature found in no other species of the group studied in this respect.

Distribution

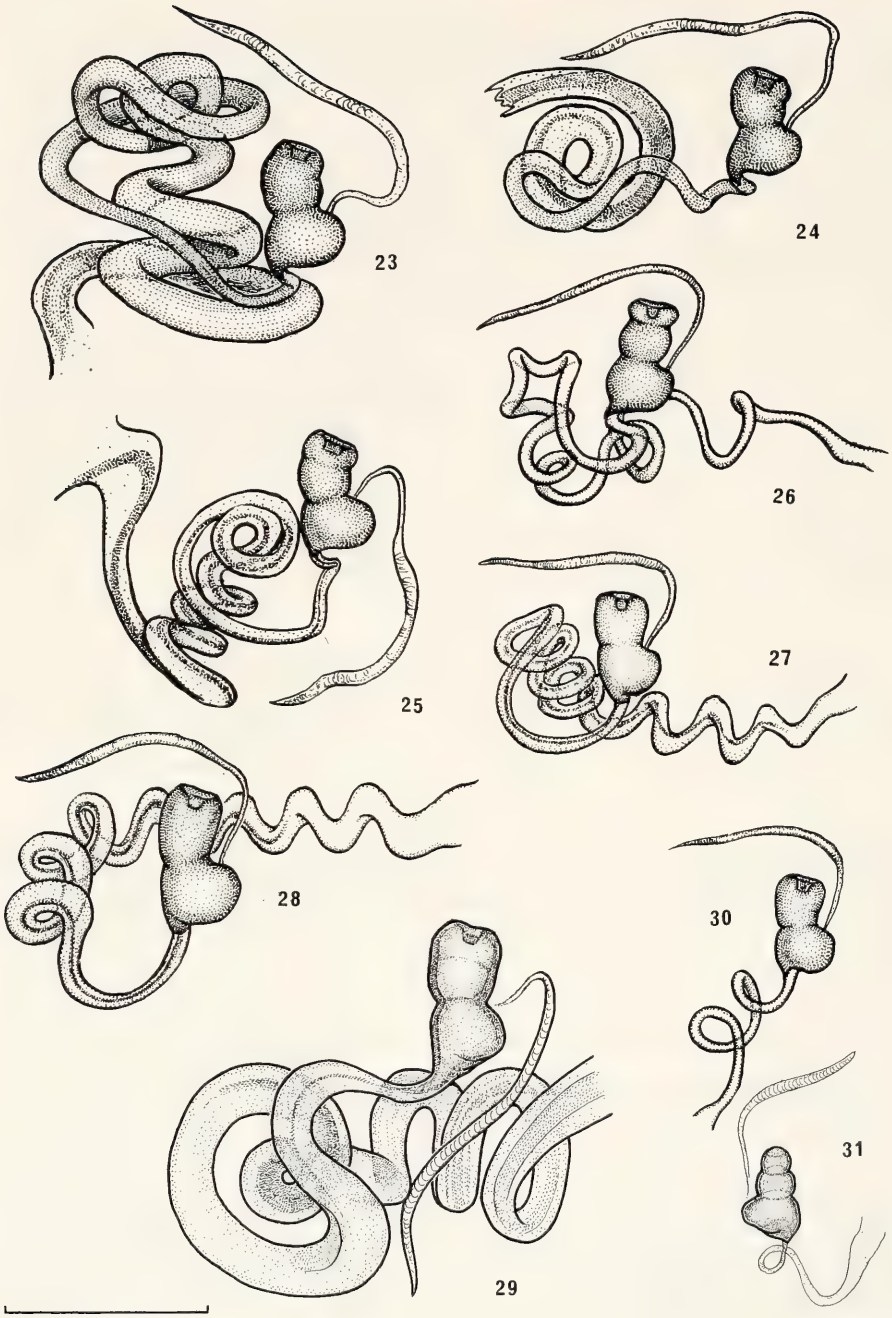
The nominotypical subspecies is known from the Balkan Peninsula, *B. grandipenne freyi* has been described from Beyrut, Lebanon, and *B. grandipenne bulgardagense* inhabits some mountain systems in the southern part of Turkey, ranging from the Taurus to the Gyaurdag.

5.5. *Bembidion olegleonidovici* Fassati, **stat. nov.** (Figs 6, 15, 25, 36)

Bembidion grandipenne olegleonidovici Fassati, 1990: 169 (loc. typ. Krasn. Poljana).

Material examined

2 fms [ZISP], W Caucasus, Krasnodar Prov., Tuapse Distr., Dederkoi env., valley of river, 27. VIII. 1978. – 2 fm, 1 ml [AK], same area, 5 km SE of Olginka, 8. VIII. 1987, leg. Koval. – 2 mls, 1 fm [AK], same locality, 31. VIII. 1993, leg. Koval. – 3 mls, 5 fmls [ZISP, AK], same locality, 12. VIII. 1988, leg. Koval. – 1 ex. [AK], W Caucasus, Ashe Valley, near Krasnoalexandrovskyi, 16. VI. 1984, leg. Koval. – 1 (1) ml [VG], same locality, 11. VII. 1987. – 1 ml, 2 fms [AK, AR], Sochi, Lazarevskoye, Kirovo, 31. VII. 1988, leg. Rubtshenia. – 10 mls, 5 fms [ZISP, AK, IB], W Caucasus, Sochi, Lazarevskoie env., Tatianovka, bank of Psezuapse River, 5. VII. 1987, leg. Koval. – 2 mls, 3 fms [AK], same locality, 6. IX. 1987, leg. Koval. – 2 mls [AK], same locality, 25. VIII. 1990, leg. Koval. – 1 fm [IB], same area, Maryino, Psezuapse River, 25. VIII. 1988, leg. Ushakov. – 7 mls, 11 fms [ZISP, AK, IB], same area, Nadzhigo, Makopse River, 2. VIII. 1987, leg. Koval. – 26 mls, 23 fms [ZISP, IB, VG, IK], W Caucasus, Sochi, Soloniki (Tsuskhvadzh River), 27. V. 1990, leg. Belousov. – 1 fm [AK], W Caucasus, Sochi, Babuk-Aul,



Figs 23–31. Spermatheca with spermathecal ductus of *Peryphanes*-species. – 23. *B. imereticum* n. sp., Borzhomi; – 24. *B. phryganobium* n. sp., Vedi; – 25. *B. olegleonidovici*, Fas., Psezuapse; – 26. *B. lirykense* Rtt., Hyrcan Reserve; – 27. *B. fraxator* Mén., Shakh-Dagh; – 28. *B. adygorum* n. sp., Turetskaya Shapka; – 29. *B. grandipenne* Schaum, paralectotype, Graecia; – 30. *B. brunnicorne* Dej., Lazarevskoye; – 31. *B. hissaricum* Net., Varzob. – Scalebar: 0,3 mm.

300 m, 12. VIII. 1984, leg. Koval. – 1 ml [AK], same area, Solokh-Aul, 600 m, 9. VI. 1984, leg. Koval. – 2 mls, 3 fms [AK], same locality, bank of Shakhe River, 500 m, 1. VIII. 1987, leg. Koval. – 1 ml [AK], same locality, 21. VI. 1986, leg. Koval. – 2 fms [ISol], same locality, 700 m, bank of spring, 7. VIII. 1992, leg. Solodovnikov.

Redescription

Large, body length 6.40–7.50 (7.00) mm. Dorsum slightly depressed, sides widely rounded. Upperside blue, shining, in some specimens tinged with brownish or reddish; legs including femora monochromously flavous, antennae either flavous or distinctly darkened beginning from apical half of antennomere 3.

Head comparatively small, only 1.21–1.32 (1.27) times as wide as pronotum. Frontal furrows deep and irregular, more or less transversely rugose at bottom; their posterior part as well as adjacent areas of vertex extraordinarily finely punctured. Eyes (Fig. 6) slightly convex, 2.25–3.00 (2.60) times as long as temporae; posterior supraorbital seta lying considerably behind eye level. Antennae long, markedly surpassing fore discal pore level; their 3rd segment 3.30–3.75 (3.50) times as long as wide and 1.70–1.90 (1.80) times as long as the 2nd.

Pronotum cordate, its sides strongly sinuate before large and rectangular hind angles, 1.21–1.32 (1.28) times as wide as long and 1.33–1.41 (1.36) times as wide at broadest part as at base. Latter somewhat salient, feebly emarginate on sides, 1.00–1.11 (1.04) times as wide as front margin. Front angles very small but slightly projecting forwards. Lateral gutter widely reflexed, especially at midlength. Basal surface of pronotum strongly punctured and vaguely rugose longitudinally. Transverse apical impression sharply engraved but interrupted near median line, with a few very fine punctures; basal impression relatively deep but indistinctly outlined; basal foveae small and very strongly impressed; postangular carina thin and long, almost straight; median line superficial, becoming more shallow anteriad, at base deeper impressed.

Elytra widely rounded and slightly depressed on disk, broadest behind middle, 1.52–1.62 times as long as wide combined (in males longer, on the average 1.59 versus 1.55 in females), 2.09–2.23 (2.17) times as wide as head and 3.26–3.51 (3.43) times as long as pronotum. Six inner discal striae of elytra very deep and roughtly punctured, distance between punctures comparable with their diameter. Stria 7 superficial consisting of small, fine, isolated punctures. All striae much shallower toward apex but even there distinguishable. Both apical pores in a well-developed, continuous, apical striola joining stria 5 anteriorly. Two inner pores of humeral group much closer to each other than to other humeral pores. Posterior discal pores level to median group of umbilicate series. Discal formula 29–37 (30)/59–70 (67).

Microsculpture obliterated on head and pronotum, distinct on elytra, forming there strongly transverse meshes in both sexes.

Two proximal segments of male protarsi dilated, feebly inwards dentate and furnished with adhesive soles beneath, tarsomere 1 being about twice as long as wide.

Aedeagus (Fig. 15) large, with a strongly and outwards projecting endophallus armature.

Spermatheca (Fig. 25) large, with an elongate apical part, latters's median constriction distinct. Spermathecal ductus strongly looped in a compressed spiral, comparatively narrow in its part adjacent to spermatheca, only proximally drastically enlarged. Chitinized stripe inside it narrow.

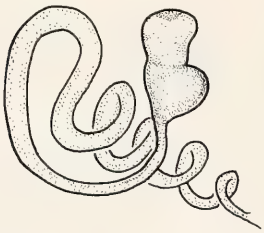


Fig. 32. Spermatheca of *B. dalmatinum haupti* Rtt., Nius-Nius.

Notes

This species is easily distinguishable from other representatives of the *grandipenne*-group in the body shape somewhat resembling that of *B. stephensi* Crotch. The presence of constant and sufficiently prominent differences in the habitus as well as in the aedeagal structure coupled with the distribution pattern allows to regard the taxon concerned as an independent species.

Distribution

This species seems to be restricted to the westernmost borderland of the West Caucasus occurring mainly in lowlands (Fig. 36).

5.6. *Bembidion imereticum* **n. sp.** (Figs 4, 17, 23, 36)

Holotype: ml [ZISP], Georgia, Borzhomi env., valley of Kura River, 850 m, 16. VIII. 1983, leg. Belousov.

Paratypes: 4 mls, 13 fms [ZISP, IB], same data as holotype.

Description

Very large, body length 7.05–8.40 (7.91) mm. Subconvex, hind-body depressed, sides almost rectilinearly divergent posteriad toward apical third of elytra. Upperside blue, shining, usually tinged with reddish both on vertex and suture of elytra; legs including femora uniform flavous, antennae light, normally vaguely darkened in middle part beginning from apical half of antennomere 3.

Head comparatively small, only 1.19–1.31 (1.25) times as wide as pronotum. Frontal furrows deep and irregular, at bottom slightly rugose transversely, with a few very fine and small punctures sometimes hardly distinguishable also on vertex. Eyes (Fig. 4) slightly convex, 2.40–3.55 (2.95) times as long as temporae; posterior supraorbital seta removed considerably behind rear eye margin. Antennae very long, reaching to midlength of elytra; 3rd antennomere 3.10–3.80 (3.50) times as long as wide and 1.80–2.15 (2.00) times as long as the 2nd.

Pronotum cordate, its sides strongly sinuate before large and rectangular hind angles, 1.20–1.28 (1.26) times as wide as long and 1.31–1.37 (1.34) times as wide at broadest part as at base. Latter somewhat salient, slightly oblique on sides, 0.96–1.10 (1.06) times as wide as front margin. Front angles very small but slightly projecting forwards. Lateral gutter moderately reflexed, especially at midlength. Basal surface of pronotum strongly punctured and vaguely rugose longitudinally. Transverse api-

cal impression sharply engraved but interrupted near median line, with a few fine punctures; basal impression relatively deep but indistinctly outlined; basal foveae small and very strongly impressed; postangular carina thin and long, almost straight; median line superficial, becoming shallower near front and hind margins of pronotum.

Elytra very large, their sides rectilinearly divergent posteriad, their maximum width at apical third, 1.54–1.68 times as long as wide combined (in males longer, on the average 1.65 versus 1.58 in females), 2.19–2.32 (2.25) times as wide as head and 3.45–3.79 (3.61) times as long as pronotum. Six inner discal striae of elytra deep and strongly punctured (distance between punctures considerably less than their diameter). Stria 7 superficial, consisting of small, fine, isolated punctures. All striae much shallower toward apex but even there distinguishable. Both apical pores in a well-developed, continuous, apical striola joining stria 5 anteriorly. Usually all pores of humeral group of umbilicate series equidistant, sometimes 4th somewhat more distant from others. Posterior discal pores about level to median group od umbilicate series. Discal formula 28–36 (30)/65–72 (69).

Microsculpture obliterated on head and pronotum, distinct on elytra, forming there transverse meshes in both sexes.

Two proximal segments of male protarsi dilated, feebly inwards dentate and furnished with adhesive soles beneath, tarsomere 1 being about twice as long as wide.

Aedeagus (Fig. 17) extraordinarily large, with endophallus armature proximally strongly projecting outwards.

Spermatheca (Fig. 23) of moderate size, its apical part a little longer and narrower than basal one, with a faint but distinct constriction. Spermathecal ductus completely sclerotized and looped into an incrassate snake-like spiral.

Notes

The largest species of the treated subgenus. This remarkable taxon is very similar in habitus to the nominotypical subspecies *B. grandipenne*, being considerably greater (the average body length 7.91 mm versus 6.59 in *B. grandipenne*), its eyes are even smaller (on the average 2.95 times as long as temporae versus 3.7 in *B. grandipenne*), antennae longer (almost reaching to midlength of elytra), elytra larger, 2.19–2.32 (2.25) times as wide as head versus 2.04–2.20 (2.13) in *B. grandipenne*. Most important is the difference in aedeagal conformation. The aedeagus in the new species is much bigger than in *B. grandipenne* (Figs 17, 30), the average length of its median lobe being 2.74 mm. It is noteworthy that the size variation in aedeagus is considerably less pronounced as compared with the variability of body size. The body length to aedeagal length ratio for the new species is on the average 2.96, being somewhat less than in *B. grandipenne* (3.07) and considerably less as compared with these indices for *B. olegleonidovici* (3.31) and *B. phryganobium* (3.35). The proximal part of lamina 1 is distinctly emarginate at apex and far distant from the ribbon brush in *B. imereticum*, while they touch each other in *B. grandipenne* (cf. Figs 17, 20). The proximal process of lamina 2 is strongly protruding beyond the basal lobe of the aedeagus. The most proximal part of the main sclerite is devoid of a projecting process as opposed to all other Caucasian members of the *granidpenne*-group. From *B. olegleonidovici*, the new species is easily distinguishable in the body shape (rectilinearly divergent sides of the elytra with the maximum width at the apical third) and by lamina 2 not dilated distally. As far as the habitus is concerned, *B. imereticum*

shows a remote similarity with *B. phryganobium* and two subspecies of *B. grandipenne, bulgardagense* Fassati, 1990 and *freyi* Netolitzky, 1937, differing from them all at once by the strongly flattened eyes and, besides that, from the former in aedeagal conformation (see notes below), from the latter in the dark metallic colour of the elytra with only a slightly pronounced reddish tinge.

Distribution and ecology

Known only from the locus typicus. This species has been found on a sandy bank of Kura River at Borzhomi, within the town proper (Fig. 36).

5.7. *Bembidion phryganobium* **n. sp.** (Figs 5, 16, 24, 36)

Holotype: ml [ZISP], Azerbaidjan, Nakhichevan, valley of Nius-Nius River, near Ordubad, 4. VII. 1984, leg. Belousov.

Paratypes: 9 mls, 9 fms [ZISP, IB], same data as holotype. – 2 mls [IB], same area, Pozmary, 27. VI. 1983, leg. Belousov. – 1 ml [IB], same area, Batabad Lake, S Bichenek Pass, 22. IV. 1983 leg. Yanushev. – 5 mls, 9 fms [IB], Armenia, Vedi, 8. X. 1982, leg. Belousov. – 1 ml, 1 fm [IB], same area, Ekhegnadzor, Arpi, 3. VIII. 1983.

Description

Large, body length 6.00–7.25 (6.58) mm. Elongate and moderately convex. Hind wings fully developed. Upperside blue, shining, elytra distinctly tinged with brownish; legs uniform flavous, antennae either monochromously flavous or vaguely darkened beginning from apical half of antennomere 3. Penultimate segment of maxillary palpi strongly darkened at apex.

Head comparatively large, only 1.04–1.22 (1.18) times narrower than pronotum. Antennae long, normally distinctly surpassing fore discal pore level; 3rd antennomere 3.00–3.60 (3.35) times as long as wide and 1.70–1.95 (1.85) times as long as the 2nd. Eyes (Fig. 5) large and convex, 4.15–6.60 (5.15) times as long as temporae. Posterior supraorbital seta level to rear eye margin. Frontal furrows deep and irregular, distinctly rugose transversely, very finely and sparsely punctured at hind part. Adjacent parts of vertex likewise hardly punctured.

Pronotum cordate, its sides strongly sinuate before large and rectangular hind angles, 1.24–1.35 (1.29) times as wide as long and 1.34–1.40 (1.37) times as wide at broadest part as at base. Latter somewhat salient, feebly oblique on sides, 1.00–1.10 (1.05) times as wide as front margin. Front angles very small but a little projecting forwards. Lateral gutter widely reflexed, especially at midlength. Basal surface of pronotum finely but sharply punctured and vaguely longitudinally rugose. Transverse apical impression sharply engraved but interrupted near midline; basal impression relatively deep but indistinctly outlined; basal foveae small and very strongly impressed; postangular carina thin and long, almost straight; median line superficial, becoming shallower anteriad, at base either reduced or in some specimens controversially impressed much deeper.

Elytra elongate and moderately convex, their sides rectilinearly hardly divergent posteriad and broadest at apical third, 1.57–1.71 times as long as wide combined (in males somewhat longer, on the average 1.65 versus 1.62 in females), 1.79–2.02 (1.96) times as wide as head and 3.35–3.67 (3.49) times as long as pronotum. Six inner striae

of elytra fine but well-expressed, consisting of small separate punctures. All striae much shallower toward apex but even there distinguishable. Both apical pores in a well-developed, continuous, apical striola joining stria 5 anteriorly. Two inner pores of humeral group much closer to each other than to other humeral pores. Posterior discal pores level to median group of umbilicate series. Discal formula 27–35 (31)/64–73 (68).

Microsculpture dull on head an pronotum, distinct on elytra, forming there strongly transverse meshes.

Two proximal segments of male protarsi dilated, feebly inwards dentate and furnished with adhesive soles beneath, tarsomere 1 being about twice as long as wide.

Aedeagus (Fig. 16) large with a strongly, outwards projecting endophallus armature. Its length averaging 1.94 mm, i. e. 3.35 times as short as body length. Process proximal of lamina 2 surpassing basal lobe of aedeagus. Shape of membrane (appearing as a translucent darkened structure) near its junction site with lamina 2 quite different as compared with other species of the *grandipenne*-group.

Spermatheca (Fig. 24) smaller than in *B. imereticum* n. sp. with subequal apical and basal parts, latter bearing only a trace of constriction. Spermathecal ductus snake-like looped, less strongly sclerotized as compared with *B. imereticum*.

Notes

This species seems to be very close to some southern Anatolian and Syrian races of *B. grandipenne*: ssp. *freyi* (Netolitzky, 1937) and ssp. *bulgardagense* (Fassati, 1990). They are similar in convex eyes and shallower striae on the elytra. However, the new species is smaller (the average body length 6.59 mm versus 7.30 in both above races of *B. grandipenne*), with distinct temporae (in *freyi* „völlig ohne Schläfen", in *bulgardagense* „ganz ohne Schläfen", Fassati, 1990). Besides that, it differs from both by the strongly pronounced metallic reflection of the elytra only tinged with reddish.

This new species is also allied to *B. imereticum* and *B. grandipenne grandipenne*, differing readily from both by the considerably more convex eyes. From the latter it differs also in the ribbon brush not touching the proximal end of lamina 1, and from both in the pattern of endophallus armature presented in the above description.

Distribution and ecology

This sepcies occurs in the most arid mountainous areas of southeastern Transcaucasia (Fig. 36), inhabiting banks of springs and small rivers, avoiding considerable terrain elevations. Almost all localities lie within the Nakhichevan region.

5.8. *Bembidion brunnicorne* Dejean (Figs 19, 21, 30, 37)

Bembidion brunnicorne Dejean, 1831, Spec. Gen. Col.: 141, 859 (Loc. typ. Dalmatie).
Bembidion brunnicorne: Jakobson, 1906, Beetles of Russia and West Europe, 4: 286.
Bembidion brunnicorne: Csiki, 1928, Cat. col.: 88.
Bembidion brunnicorne: Müller, 1918, Koleopt. Rundsch. 7: 87 (part.).
non *Bembidion brunnicorne*: Jeannel, 1941, Faune de France.: 513, fig. 193a.
Bembidion brunnicorne: Netolitzky, 1943, Koleopt. Rundsch., 29: 50.
Bembidion brunnicorne: De Monte, 1943, Boll. Soc. ent. Ital., 75: 6, 9.
Bembidion milleri: Freude, 1973, Nachrbl. bay. Ent., 22: 101.
Bembidion milleri: Freude, 1976, Käfer Mitteleur.: 116, 117, fig. 46, part.

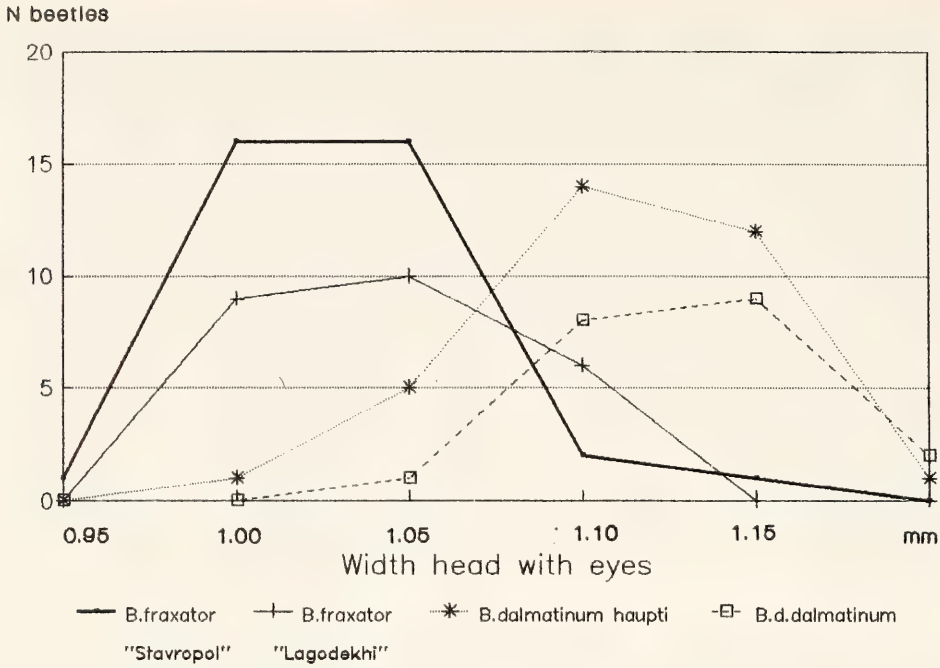


Fig. 33. Width of head with eyes in *Peryphanes*-species.

Bembidion brunnicorne: De Monte, 1984, Atti Mus. civ. Stor. nat. Trieste, 36 (2): 75–82.
Bembidion milleri: Hieke & Wrase, 1988, Dtsch. ent. Zeitschr., 35 (1–3): 54 (part.).
Bembidion brunnicorne: Müller-Motzfeld, 1986, Ent. Nachr. Berichte, 30 (1): 39.
? *Peryphanes brunnicornis cauracus*: Schuler, 1969, L'Entomologiste, 25 (3): 51 (Loc. typ. Belfort)

Material examined

Krasnodar Prov.: 1 fm [VG], Guzeripl, 3. VII. 1991, leg. Grebennikov. – 1 (1) ml [ZMUM], Guzeripl env., foothills of Ingenernyi Mt. Range, 9.–10. VI. 1992, leg. M. & V. Savitzkyi. – 2 mls, 5 fms [ZISP, AK], Tuapse env., 5 km SE of Olginka, 27. VIII. 1987, leg. Koval. – 1 fm [AK], same locality, 12. VIII. 1988, leg. Koval. – 3 fms [AK], same area, Dederkoi River, 4. VII. 1987, leg. Koval. – 1 ml [AK], Sochi, Lazarevskoe env., aul Nadzhigo, Makopse River, 2. VIII. 1987, leg. Koval. – 1 ml [AK], aul Krasnoalexandrovskyi, Bekishei River, 21. VIII. 1984, leg. Koval. – 1 ml [IB], W Caucasus, Sochi, Lazarevskoe, Psezuapse Valley, 300 m, 19. VII. 1984, leg. Prasolov. – 2 mls [IB], same locality, 18. VII. 1984, leg. Prasolov. – 3 fms [IB], same area, Soloniki, 22. VII. 1984, leg. Prasolov. – 5 (1) ml, 5 (4) fms [AK, IB], same locality, Tatianovka, 5. VII. 1987, leg. Koval. – 2 (2) mls [AK], same locality, 25. VIII. 1990, leg. Koval. – 1 (1) fm [AK], same locality, 6. IX. 1987, leg. Koval. – 2 mls [AR], same locality, aul Kirova, 31. VII. 1988, leg. Rubtshenia. – 2 (2) mls, 1 (1) fm [AK], same area, near Solokhaul, right tributary of Shakhe River, 1. VIII. 1987, leg. Koval. – 2 (1) mls, 1 fm (1) [AK, IB], same locality, 21. VI. 1986, leg. Koval. – 1 fm [ISol], same area, Kraevsko-Armianskoe, bank of Matsesta River, 2. VIII. 1992, leg. Solodovnikov. – 1 (1) ml, same area, Aibga Mt. Range, 800 m, 12. VI. 1987, leg. Koval. – 1 (1) ml [IS], same area, Mzymta Valley, 13. VII. 1986, leg. Sokolov.
North Ossetia: 1 ex. [MU], Sunzhenskyi Mt. Range, near Elkhotovo, 11. VI. 1985, leg. Alexeev.
Chechen Republic: 2 mls [EK, IB], Khulakhulau River, below Tsi-Vedeno, 15. VII. 1984, leg. Komarov.

Abkhazia: 1 ml [IB], W Abkhazia, Gagrskyi Mt. Range, watershed of Khashupse & Kholodnaya Rechka, 6. VI. 1991, leg. Belousov. – 3 (1) mls [AK], Gudauta env., Khuap env., 31. V. 1986, leg. Koval. – 1 fm [AK], Mt. Turetskaya Shapka, 2. VIII. 1986, leg. Koval. – 1 fm [AK], Tsebelda env., 30. VI. 1990, leg. Koval. – 4 (2) mls, 1 (1) fm [IB], E. Abkhazia, Saken Valley, near Gentsvishi, 3. VIII. 1983, leg. Belousov. – 3 (1) fms [AK, IB], B. Khodzhal River, 16. VIII. 1986, leg. Koval. – 1 ml [IB], same area, valley of Okumi River, above Gumurishi, 500–1000 m, 1. V. 1989, leg. Belousov.
Georgia: 3 fms [AR], Mingrelia, Doberazeni env., 14. VIII. 1990, leg. Rubtshenia. – 1 ml, 1 fm [AZ], same area, Vedura Valley, 3 km below Zeda-Vedi, 1200 m, 10.–11. V. 1991, leg. Zamotajlov & Miroshnikov. – 2 (2) mls, 1 (1) fm [IB], Bakuriani env., 1700 m, 15. VIII. 1983, leg. Belousov.
Adjaria: 1 ex. [MPU], Batumi, Khala, 10. X. 1974, leg. Yanushev. – 2 mls [IB], 24 km E of Batumi, Keda env., Zeda-Agora, 12. V. 1987, leg. Kazantsev. – 1 ml [IB], same area, Khulo Distr., Ogara, 5. VIII: 1990, leg. Gusarov.
Azerbaidjan: 36 ex. [IB], Belokany Distr., basin of Belokantshai River, Filiztshai, 1000–1700 m, 21. VI. 1984, leg. Belousov.

Redescription

Smallest Caucasian consubgener, body length 3.85–4.80 mm (males on the average smaller, 4.25 versus 4.50 in females). Ovate and subconvex, flattened on disk of elytra. Upperside blue, shining, usually tinged with reddish on vertex and sometimes on elytra; legs flavous, femora at most scarcely darkened at base, antennae light, often vaguely darkened in middle part beginning from apical half of antennomere 3.

Head 1.18–1.29 (1.24) times as wide as pronotum. Frontal furrows deep and irregular, at bottom slightly rugose transversely, with a few very fine and small punctures. Eyes feebly convex, 3.15–4.60 (3.85) times as long as temporae; posterior supraorbital seta level to hind eye margin. Antennae moderate in length, clearly not reaching to level of fore discal pores; their 3rd segment 2.50–3.75 (3.00) times as long as wide and 1.15–1.50 (1.35) times as long as the 2nd.

Pronotum cordate, its sides strongly sinuate before large and rectangular hind angles, 1.23–1.37 (1.30) times as wide as long and 1.30–1.48 (1.36) times as wide at broadest part as at base. Latter somewhat salient, slightly oblique on sides, 0.95–1.08 (1.04) times as wide as front margin. Front angles very small but slightly projecting forwards. Lateral gutter moderately reflexed, broadest at midlength. Basal surface of pronotum strongly punctured and vaguely rugose longitudinally. Transverse apical impression sharply engraved but interrupted near median line, with a few fine punctures; basal impression relatively deep but indistinctly outlined; basal foveae small and very strongly impressed; postangular carina thin and long, almost straight; median line superficial, becoming shallower near front margin and basal margin.

Elytra subconvex, depressed on disk; broadest at about midlength, 1.36–1.66 (1.58) times as long as wide combined, 1.86–2.08 (1.97) times as wide as head and 3.13–3.44 (3.27) times as long as pronotum. Six inner discal striae of elytra deep and strongly punctured, distance between punctures being less than their diameter. Stria 7 superficial, consisting of small, fine, isolated punctures. All striae much shallower toward apex but even there distinguishable. Both apical pores situated in a well-developed, continuous, apical striola joining stria 5 anteriorly. Pores 2 and 3 of umbilicate series somewhat closer to each other than to pores 1 and 4. Posterior discal pores about level to median group of umbilicate series. Discal formula 27–34 (31)/57–73 (64).

Microsculpture completely obliterated on head and pronotum but more or less strongly developed on elytra, the latter's apical quarter always with a distinct

microsculpture in both sexes. In females and sometimes in males, anterior part of elytra also with a superficial, hardly distinguishable microsculpture.

Two proximal segments of male protarsi dilated, feebly inwards dentate and furnished with adhesive soles beneath, tarsomere 1 being about 1.5 times as long as wide.

Aedeagus (Figs 19, 21) small, with a widely rounded apex, its endophallus armature not protruding beyond basal lobe of aedeagus.

Spermatheca (Fig. 30) only a little smaller than in considerably larger species, e. g. *B. fraxator*, its apical part without distinct constriction, nearly equal in length to basal part. Spermathecal ductus with a few coils only.

Notes

This species has long been known from the Caucasus (Jakobson, 1905). However, sometimes its occurrence was rejected (Khnzorian, 1959: cited after Iablokoff-Khnzorian, 1976) or reconfirmed, dependent on the specialist and state of the species. The nomenclatural problems concerning this species and its relations with the allied *B. milleri* Duval and *B. italicum* De Monte seem to be the most complicated and intricate within the subgenus considered. The authors of the present paper adhere to the view of De Monte (1943, 1984) who was the only one to consider all really existing species and whose taxonomic data agreed with the geographic ones. To any case, the occurrence of *B. brunnicorne* sensu Freude (Freude, 1973, 1976; Hieke & Wrase, 1988) in the Caucasus cannot be accepted.

B. brunnicorne treated as above differs from all other Caucasian consubgeners in the smaller size and lighter colour of the appendages; from the closely related *B. milleri* and its different geographic races mainly in the wide apex of the aedeagus (Figs 21–22), and from *B. italicum* in the straight, not swollen ventral side of the aedeagus.

Distribution

This species has a wide distribution within the Caucasus (Fig. 37), perhaps missing only both in the easternmost part of the Caucasus Major east of Mt. Guton and in southeastern Transcaucasia. These lacunae seem to be the more so surprising as the range of this species covers a considerable part of the northeastern Mediterranean region, from the Balkans to the Caucasus. Nevertheless, similar patterns are rather common among Caucasian carabids, and some have already been published (Belousov, 1988).

5.9. *Bembidion lirykense* Reitter (Figs 8, 13, 26, 36)

Bembidion stephensi var. *lirykense* Reitter, 1908, Faun. Germ. 1: 116 (loc. typ. Liryk).
Bembidion stephensi var. *lyrikense*: Csiki, Cat. col., 1928: 113.
Bembidion nitidulum lirykense: Netolitzky, Koleopt. Rundsch., 1943, 29: 50.
Bembidion lirykense: Schuler, 1961, L'Entomologiste, 17 (4–5): 92.
Bembidion lyrikense: Müller-Motzfeld, 1986, Ent. Nachr. Berichte, 30 (1): 39.
Bembidion zechneticum Müller-Motzfeld 1989, Ent. Nachr. Berichte, 33 (1): 3 (loc. typ., Zchneti near Tbilissi), **n. syn.**

Holotype

ml [TM], „Caspi.-Meer-Gebiet. Liryk, Leder-Reitter", „coll. Reitter", „var. *lirykense* m.", „Holotypus 1908, *B-on stephensi* v. *lirykense* Rttr.".

Further material examined

1 fm [ZISP], labelled as holotype. – 1 (1) ml [IB], Azerbaidjan, Talysh, Lerik Distr., near Azerbaidjan, 13. VII. 1983, leg. Belousov. – 3 (1) ml, 1 (1) fm [IB], same locality, road from Lerik to Azerbaidjan, 11. VII. 1983, leg. Belousov. – 1 ml, 3 (1) fms [IB], same area, Yardymly Distr., near Allar, 1600–1800 m, 25.–26. VII. 1984, leg. Belousov. – 1 ex. [MU], Talysh, Lenkoran Distr., Alexeevka, 8. VII. 1978, leg. Mikheitshev & Nikitskyi. – 1 (1) ml [IB], same locality, 15. IV.–16. V. 1993, leg. Shamaev. – 1 ex. [IS], same locality, Hyrcan Reserve, 3. VII. 1983, leg. Logunov. – 1 ml, 1 fm [IB], same area, Bilyasary, Alazapin, Khanbulak Valley, 18.–19. VII. 1984, leg. Belousov. – 1 fm [IB], same area, near Veri, 3. VI. 1983, leg. Belousov. – 1 ex. [ZISP], same area, Lenkoran Distr., Kusa, 14. VI. 1936, leg. Arnoldi. – 2 mls [IB], Astara Distr., Askhankeran, 29. IV. 1984, leg. Belousov. – 1 (1) ml, Armenia, Kaputdzkukh Mt., 17. VII. 1982, leg. Danilevsky.

Redescription

Medium-sized, body length 5.00–5.85 (5.40) mm. Subconvex, comparatively narrow fore-body and widely rounded elytra. Upperside from reddish-brown to comparatively dark greenish-blue but vertex and elytra always tinged with reddish; legs including femora flavous (only their base slightly darkened), antennae either monochromously light or darkened in middle part beginning from apical half of antennomere 3 or 4.

Head 1.20–1.29 (1.24) times as wide as pronotum. Frontal furrows deep and irregular, at bottom slightly transversely rugose, with a few very fine and small punctures. Eyes flattened, 3.20–4.10 (3.70) times as long as temporae; posterior supraorbital seta hardly behind eye level. Antennae comparatively long, usually reaching to level of or even slightly surpassing fore discal pores; their 3rd segment 2.55–3.00 (2.75) times as long as wide and 1.30–1.55 (1.45) times as long as the 2nd.

Pronotum (Fig. 8) cordate, much less transverse as compared with allied Caucasian species, its sides strongly sinuate before large, rectangular hind angles pointed at apex, 1.16–1.27 (1.22) times as wide as long and 1.27–1.34 (1.31) times as wide at broadest part as at base. Latter somewhat salient, slightly oblique on sides, 1.04–1.11 (1.08) times as wide as front margin. Front angles hardly distinguishable. Lateral gutter very narrow (Fig. 8). Basal surface of pronotum strongly punctured and vaguely rugose longitudinally. Transverse apical impression sharply engraved but interrupted near median line, with a few fine punctures; basal impression relatively deep but indistinctly outlined; basal foveae small and very strongly impressed; postangular carina long, almost straight but less expressed as compared with other Caucasian species; median line superficial, becoming shallower near front and basal margins of pronotum.

Elytra large and convex, their sides widely rounded, maximum width at midlength, being there 1.52–1.60 (1.55) times as long as wide combined, 2.01–2.17 (on the average, 2.08 in males and 2.12 in females) times as wide as head and 3.04–3.31 (on the average, 3.07 in males and 3.20 in females) times as long as pronotum. Six inner discal striae of elytra very deep and strongly punctured (distance between punctures comparable with their diameter), interspaces convex, especially in anterior part of elytra. Stria 7 superficial, consisting of small, fine, isolated punctures. All striae much shallower toward apex but even there distinguishable. Both apical pores in a well-developed, continuous, apical striola joining stria 5 anteriorly. Usually all pores of humeral group of umbilicate series equidistant, sometimes 4th somewhat more distant from others. Posterior discal pores about level to median group of umbilicate series. Discal formula 27–33 (29)/65–71 (67).

Microsculpture completely obliterated on disk of pronotum and head but well-developed on elytra, forming there distinct transverse meshes.

Two proximal segments of male protarsi dilated, feebly inwards dentate and furnished with adhesive soles beneath, tarsomere 1 being about 1.5 times as long as wide.

Aedeagus (Fig. 13) comparatively small, with endophallus armature strongly and outwards projecting.

Notes

This species is highly interesting from a taxonomical viewpoint. Doubtless, it is very closely related to *B. hissaricum* Netolitzky from Middle Asia, this being ascertained by the flat eyes, deep and strongly punctured striae of the elytra with convex interspaces, and especially by a very similar conformation of the aedeagus (cf. Figs 13–14). In addition, the spermatheca is similarly divided into three portions by two well-developed constrictions in both species. Nevertheless, the Caucasian taxon is easily distinguishable from its Asiatic counterpart by the more strongly ovate and convex body and monochromous elytra (*B. hissaricum* has a depressed and elongate body with the sides of elytra somewhat divergent posteriad and bearing vaguely delimited reddish apical spots). The above two species seem to be closer in certain respects to the subgenus *Ocyturanes* Müller-Motzfeld, bridging both to some extent as far als aedeagal conformation is concerned. This fact appears to be of great importance demonstrating very ancient relations between the Talysh and the Ghissar-Darvaz mountains, both ancient Mediterranean centres of speciation.

Externally, *B. lirykense* is easily distinguishable from all other Caucasian members of the subgenus by the elongate pronotum with a very narrow marginal gutter, the widely rounded elytra with deep, strongly punctured striae and convex interspaces as well as by the shape of the aedeagus.

Restudy of the holotype of *B. lirykense* allows to establish its specific independence from *B. deletum*, on the one hand, and to regard *B. zechneticum* Müller-Motzfeld as its new junior synonym, on the other.

Distribution

Common in Talysh and very rare in other Caucasian regions. Only one specimen collected on lime stones of Megri Mt. Range, outside Talysh is known to the authors. Besides, *B. zechneticum* was described from Zchneti near Tbilisi. This type of distribution reflects perhaps the way of secondary penetration of this species into Transcaucasia from Talysh. This point of view is supported by many cases of dispersal of Carabids along the peripheral limestone chains. For example, the same way of distribution is characteristic of *B. peliopterum* Chd., penetrating to the north up to the east edge of the Caucasus Major and for *Carabus hollbergi* Mén., penetrating through Mourov-Dagh and Karabakh Mt. Ranges up to the Zanghezour Mts.

6. Key to Causasian species of the subgenus *Peryphanes*

1 Pronotum less transverse, on the average only 1.20 times as wide as long, with marginal gutter narrow, especially anteriad (Fig. 8). Elytra entirely convered with microsculpture, their striae roughly punctured and deeply impressed, interspaces convex. Aedeagus (Fig. 13) moderate in size, endophallus armature projecting through basal orifice, proximal parts of lamina 1 attenuated and pointed at apex. Spermatheca (Fig. 26) constricted into

three distinct portions. Length 5.00–5.85 mm. Southeastern Transcaucasia .... ***lirykense*** Reitter, 1908

– Pronotum more transverse, on the average more than 1.26 times as wide as long; its sides widely reflexed (Fig. 7): Elytra in medium-sized species mostly with a more or less strongly obliterated microsculpture. When endophallus armature strongly protruding through basal orifice, lamina 1 widely rounded at apex (e. g. Figs 9–12) **2**

2 Large-sized; in Caucasian species length over 6.0 mm. Elytra entirely covered with microsculpture in both sexes. Legs including much of femora flavous. Endophallus armature strongly protruding through basal orifice, ventral chitin platelet reduced (Figs 12, 15–17) **3**

– Medium- to small-sized, length 3.85–5.85 mm. Elytra usually with a partly evanescent microsculpture (rarely with superficial microsculpture, see *B. adygorum*). Lamina 1 in endophallus either very wide or with strongly convergent sides. Ventral chitin platelet of endophallus armature developed. Spermatheca (Figs 27–28, 30, 32) without any constriction in middle **6**

3 Microsculpture of elytra consisting of very transverse meshes, at least partly forming fine, serried, transverse lines. Apex of aedeagus (Fig. 12) sagittally flattened and distinctly curved ventrally; endophallus armature with lamina 1 more widely rounded. Length 5.45–6.55 mm. Almost all Europe without southernmost parts. Within the East European Plain, mainly in the central part up to the St. Petersburg region in the north..... ..... [***stephensi*** Crotch, 1869]

– Microsculpture of elytra consisting of distinct, although transverse, meshes. Apex of aedeagus (Figs 15–17, 20) hemispherical; endophallus armature with lamina 1 more narrow and parallel-sided. Spermatheca (Figs 23–25, 29) usually with apical part faintly constricted in middle (*grandipenne*-group) **4**

4 Eyes more convex (Fig. 5). Aedeagus (Fig. 16) with a very narrow distal portion; lamina 2 not protruding beyond outline of median lobe; most proximal part of endophallus armature with a small process. Length 6.00–7.25 mm. Nakhichevan. Mountainous semideserts ..... ***phryganobium*** **n. sp.**

– Eyes strongly flattened (Figs 4, 6), with oblique and long temporae. Endophallus armature with lamina 2 distinctly surpassing outline of aedeagus. Humid areas of the Western Caucasus and Transcaucasia **5**

5 Extraordinarily large-sized, body length 7.05–8.40 mm. Elytra very large, rectilinearly divergent posteriad up to their apical third and there broadest. Aedeagus (Fig. 17) exceptionally large in size, with a strongly projecting endophallus armature, its most proximal part without salient process, lamina 2 not dilated toward apex. Inner areas of Georgia, valley of Kura River ..... ***imereticum*** **n. sp.**

– Somewhat smaller-sized, body lenght 6.60–7.25 mm. Elytra widely rounded on sides, broadest about midlength and distinctly depressed on disk. Aedeagus (Fig. 15) considerably smaller; its most proximal part with a distinct process, lamina 2 strongly dilated towards apex. Westernmost part of the Caucasus Major..... ***olegleonidovici*** Fassati, 1990

6 Small-sized, with completely light legs (mostly femora feebly darkened just at base). Eyes comparatively flat. Aedeagus (Figs 21–22) with endophallus armature not projecting through basal orifice. Ribbon brush deeply cleft at apex..... **7**

– Medium-sized, with distinctly darkened femora, only distal part of them remaining light. When rarely femora almost entirely light, eyes more convex. Aedeagus (Figs 9–11, 18) with endophallus armature projecting through basal orifice. Ribbon brush widely rounded at apex **8**

7 At least apical third of elytra with distinct microsculpture in males; in females, elytra often completely covered with microsculpture. Antennae usually darkened beginning from apical part of antennomere 3. Sides of pronotum deeply emarginate before hind angles. Aedeagus (Fig. 21) with a large and widely rounded apex. Length 3.85–4.80 mm. Balkans, Turkey; within the region considered, the Caucasus Major (except for the easternmost areas) and southwestern Transcaucasia ..... ***brunnicorne*** Dejean, 1831

– Entire elytra without microsculpture in males. Antennae monochromously light. Sides of pronotum less emarginate before hind angles. Aedeagus (Fig. 22) with a narrower apex distinctly attenuate ventrally. Length 4.30–4.90 mm. Middle Europe; according to the materials at our disposal, widespread throughout the East European Plain from Moldavia to the Moscow region ..... [***milleri kulti*** Fassati, 1942][1])

8 Aedeagus (Figs 9–11) with a strongly protruding endophallus armature **9**

– Aedeagus (Fig. 18) with endophallus armature hardly projecting through basal orifice of aedeagus. Femora strongly darkened, elytra entirely covered with microsculpture. Length 4.50–5.50 mm. Northern and Middle Europe ..... [***deletum*** Serville, 1821]

9 Elytra with apical reddish spots. Eyes on the average comparatively convex. Spermatheca of moderate size (Fig. 32). Length 5.20–5.95 mm. Turkey, northern Iran and Turkmenia. Semiarid areas of southeastern Transcaucasia including Nakhichevan and the Talysh ... . ***dalmatinum haupti*** Reitter, 1908

– Elytra monochromons, metallic **10**

10 Eyes more convex (Fig. 2). Light distal part of femora more strongly extended, occupying at least apical third of femora. Even anterior part of elytra with a distinct, although superficial, microsculpture. Basal chitin platelet shorter (Fig. 11). Spermatheca considerably larger (Fig. 28). Length 4.75–5.85 mm. Caucasian region except for southeastern Transcaucasia ..... ***adygorum*** **n. sp.**

– Eyes flatter (Fig. 3). Light distal part of femora more restricted, occupying at most their apical quarter. Basal chitin platelet longer (Fig. 10). Spermatheca (Fig. 27) smaller. Length 4.55–5.80 mm. All the Caucasus. The most common species of the subgenus. Eurytopic, from sea-level up to 3000 m ..... ***fraxator*** Ménétriés, 1832.

7. Ecology

Ecological features of members of the subgenus in question have been the object of thorough discussion by Schuler (1969), and they are mostly confirmed here. Among species associated with banks of streams, all *Peryphanes*-species as well as allied *Ocyturanes*-species avoid cool and gravel habitats at larger rivers with a swift courrent, contrasting in this respect with representatives of such subgenera as *Bembidionetolitzkya*, *Plataphus* with related groups, as well as most species of *Peryphus*. *Peryphanes*-species are especially common on banks of small streams or near trickling water. In such conditions, slow currents promote the deposition of thinner particles, on the one hand, and, in greatly eroded relief elements, the production of an intricate system of anastomosing microcaverns. That is why *Peryphanes* and the in this respect similar *Synechostictus* combine in a peculiar way some traits of cryptophilous hypogean species with those of less specialized open-living forms. With the former, *Peryphanes* shares more or less flattened eyes, a strongly pronounced constriction between the fore and hind body, elongate appendages, elytra depressed in some species with almost completely effaced humeri. Among Caucasian members of *Bembidion*, two species are most highly specialized in this respect, i. e. *B. lederi*, the only known Caucasian *Psedolimnaeum*, as well as *B.* (*Ocys*) *trechoides*. Comparing these two species with *Peryphanes*, one can easily notice certain differences in the latter's coloration of the upperside which is not depigmented, the miniaturization of the eyes is never so strongly expressed, the appendages are not so long, the elytra are usually more convex in *Peryphanes*. All these differences bring the members of the

---

[1]) Notice that specimens deriving from different areas of the East-European plain are variable enough as the shape of pronotum is concerned and can not be always readily referable to the subspecies *kulti* Fassati, *pseudocarpathicum* Fassati, or *carpathicum* Müller.

subgenus in question together with open-living *Bembidion* displaying metallic lustre of the upperside and a comparatively high, non-depressed body. Considerable differences in the habitus observed amongst Caucasian *Peryphanes* permit to arrange them in a successive series exhibiting increasing cryptophily. *B. dalmatinum haupti*, *B. phryganobium* and *B. adygorum* can be referred to the most open-living species of this complex. Two reddish spots in the former species, a unique colour pattern among Caucasian *Peryphanes*, can be regarded in the same context. The more eurybiontic *B. fraxator* and the two more stenotopic *B. olegleonidovici* and *B. imereticum* ought to be placed at the opposite extreme. Such a point of view is confirmed by field observations, with the former two species often occurring at banks of comparatively large rivers often flowing over a plain relief, in contrast to the remaining congener. Nevertheless, in arid phryganoid landscapes where they live, *B. phryganobium* and *B. dalmatinum haupti* dwell mainly at banks shaded by plants or near clefty, therefore also shaded, beds of streams. In forest communities, various native *Peryhanes*-species are less stenobiontic, being often met with in quite different conditions but still preferring small streams and rivers supported by strongly eroded relief elements. *B. adygorum* more often occurs at river banks, differing in this aspect from the sympatric, more common and more cryptophilous *B. fraxator*. *B. olegleonidovici* mostly populates river banks on limestone.

8. Zoogeography

First of all, the distribution patterns of Caucasian *Peryphanes* deserve special attention. Only one species, *B. fraxator*, is almost trans-Caucasian in distribution, being absent perhaps only from the most arid landscapes of Nakhichevan and South Armenia. All other Caucasian consubgeners are more strongly restricted in range.

Two species, *B. brunnicorne* and *B. adygorum*, have a similar distribution pattern, being reported both from most of the Caucasus Major with the exception of its easternmost borderland and from southwestern Transcaucasia. It seems important to note that *B. adygorum* passes to the east somewhat further in both directions: along the Caucasus Major and along the northern chains of Transcaucasia as well (Fig. 38). As indicated above, this type of distribution pattern is highly characteristic of numerous Caucasian carabids. Two groups should be recognized within this type: firstly, species being also widely distributed over southern Europe and the Mediterranean region and secondly, Caucasian endemics. It is interesting that the latter extend further to the east of the Caucasus Major inhabiting the easternmost mountainous broadleaved forests. Really, in our case the endemic Caucasian *B. adygorum* extents to the east further than the Euro-Caucasian *B. brunnicorne*. The above mentioned Caucasian groups seem to have arisen at a time when the Caucasus Major had close relations with the adjacent areas of Transcaucasia and represent a more recent Caucasian colonists as compared with strictly Caucasian endemics. It is of great importance that none of the extant *Peryphanes*-species is referable to the latter group.

The two forms *B. phryganobium* and *B. dalmatinum haupti* also display similar distributions, being confined to the southernmost parts of eastern Transcaucasia. Both species represent an Irano-Armenian distribution pattern also very common amongst Caucasian carabids. Two allied and extraordinarily strongly restricted species of the *grandipenne*-group, *B. imereticum* and *B. olegleonidovici*, must be regarded in connection with other members of this group, in particular with the neighbouring *B. phryganobium*. In this context, the ranges of the two former species re-

Fig. 34. Distributions of *B. fraxator* Mén. (circle) and *B. dalmatinum haupti* Rtt. (triangle).

Fig. 35. Distribution of *B. adygorum* n. sp.

Fig. 36. Distributions of *B. olegleonidovici* Fas. (circle), *B. imereticum* n. sp. (rectangle), *B. phryganobium* n. sp. (triangle), and *B. lirykense* Rtt. (crosse).

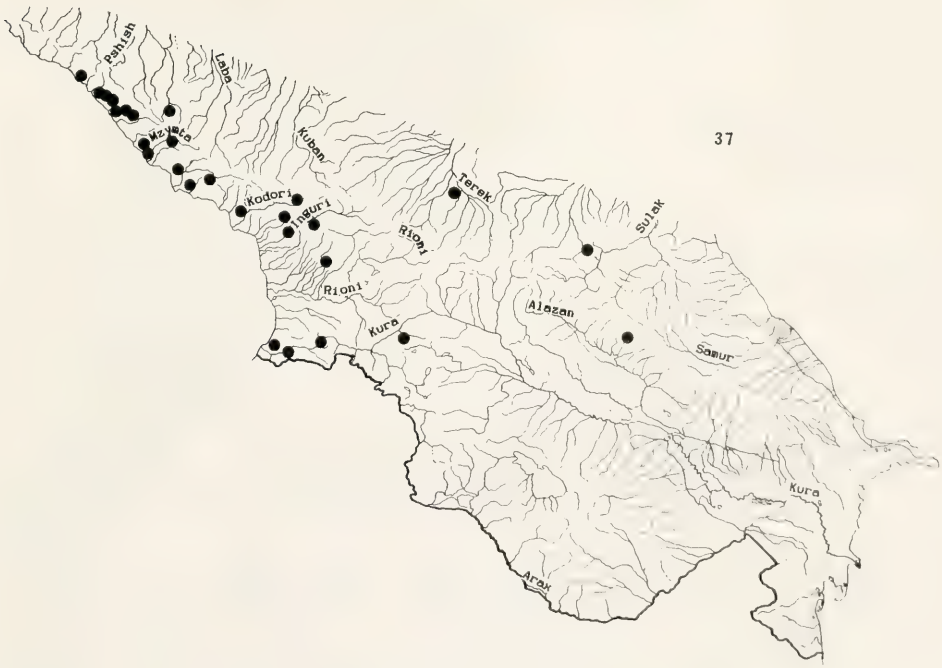


Fig. 37. Distribution of *B. brunnicorne* Dej.

flect the pathway of a comparatively recent colonisation of the Caucasus by this East Mediterranean and in many respects advanced branch of *Peryphanes*. That is why *B. olegleonidovici* should be regarded as a joung neoendemic arisen in situ in the westernmost borderland of the Caucasus Major in a recent geological time when the faunal ties between that area and western Transcaucasia through the mountain systems bordering the eastern coast of the Black See were more intimate than with the more easterly regions of the Caucasus Major. This point of view is confirmed also by the fact that the species considered inhabit the geologically youngest mountains in the entire West Caucasus. A thorough analysis of the distribution of *B. imereticum* is actually impossible because it is known only from one single locality. In addition, this species seems to be most closely related to the known races (?subspecies) of *B. grandipenne* from Asia Minor and to *B. phryganobium* from southern Transcaucasia, thus being obviously southern (?Anatolian) in origin.

Special attention should be drawn to the range of *B. lirykense*. As already noted, this species is common in broadleaved forests of the Talysh Mts, being remote phylogenetically from all hitherto known Caucasian consubgeners and most closely related to *B. hissaricum*, the latter deriving from the south of Middle Asia. Beyond any doubt, this pair possesses a very similar and archaic conformation of the aedeagus, bridging to some extent the gap between *Peryphanes* and the sister-group *Ocyturanes*. Outgroup analysis has led us to the conclusion that *B. lirykense* is the most anciet consubgener within the region involved.

All data concerning the distribution of the Caucasian *Peryphanes*-species are summarized in fig. 38. Four main zoogeographic regions are to be defined: the Caucasian region (zone I on the figure) including the Caucasus Major and Southwestern Transcaucasia, Armenian region (II), intermediate region (III) and Talysh (IV). East Transcaucasia being deprived of any identificator species is not discussed here. This division is in good agreement with the distribution of other Caucasian carabids. In addition to the zoogeographic data, the above map provides us with an important information about local faunas of the consubgeners in question. Really, the major regions of the Caucasus are inhabited by several species of *Peryphanes* (Fig. 38). Coexistance of species in different regions depends on the history of their dispersal. The sympatry is of primary origin in the humid forest zone (region I, fig. 38), where the species are differentiated either by size patterns (*olegleonidovici – fraxator, adygorum – brunnicorne*) or by cryptophilia (*fraxator – adygorum*), and in the arid zone (region II, fig. 38), inhabited by 2 species of Irano-Armenian origin, *B. phryganobium* and *B. dalmatinum haupti*, which also belong to the different size classes. On the contrary, a considerable number of *Peryphanes*-species in zone III (see fig. 38) is supposed to be a result of mixing of the forest fauna of the subgenus (*adygorum* – for the Caucasus and *lirykense* – for Talysh) and the arid one from Armenian upland (*B. dalmatinum haupti*).

Based on the above patterns and presumptions, one can arrive to the following main conclusions concerning the distribution of the *Peryphanes*-species in the Caucasus.

Firstly, none of the extant species is endemic to the Caucasus Major (concerning *B. olegleonidovici*, see above). In this respect, Caucasian *Peryphanes*-members strongly differ from most other larger groups of the Caucasian *Bembidion* referable to the *Peryphus*-lineage, for example *Bembidionetolitzkya*, *Nepha*, *Ocydromus* s. str. and some others, including the closely related *Ocyturanes*. This seems to be of great

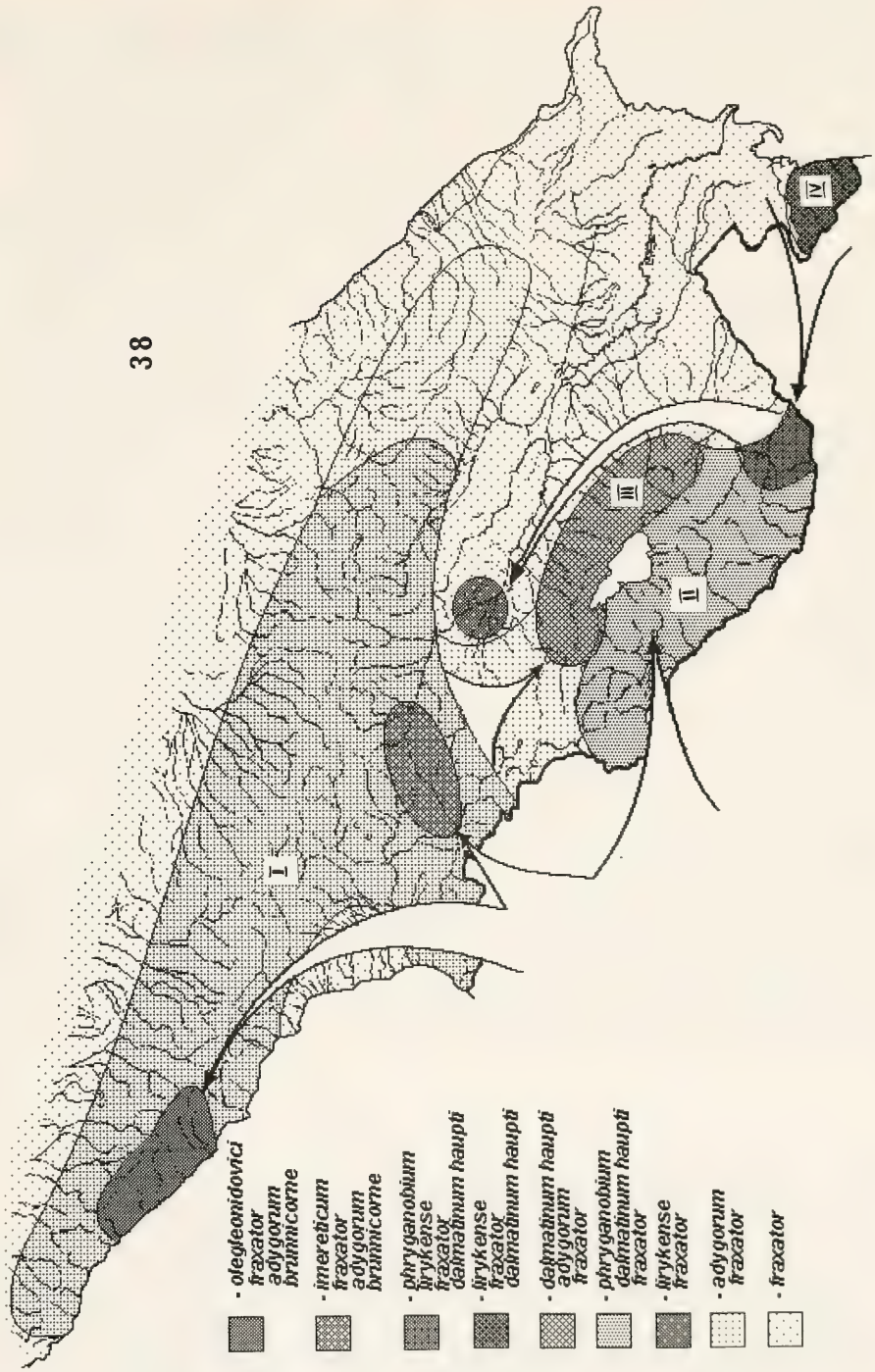


Fig. 38. Distributions of Caucasian *Peryphanes*-species.

importance for the reconstruction of the history of *Peryphanes* in the region considered. Secondly, all taxa endemic or subendemic to that region exhibit close phylogenetic relationships with Mediterranean species-groups. Thirdly, the Talysh as most ancient refugium of the Mediterranean fauna within the Caucasus harbours the most archaic *Peryphanes*-species. Finally, it seems noteworthy that none of the boreal species of *Peryphanes* has hitherto been recorded in the Caucasus.

Taking into account all the above, one can recognize the following main characteristics of *Peryphanes*-faunogenesis within the Caucasus. The Caucasus Major seems likely to have been deprived of any representatives of the subgenus until the first southerly land-bridge junction with the Anatolian platform in the Upper Miocene. The most ancient consubgener(s) seem(s) to have arisen in humid forests of the ancient Mediterranean region prior to the devision of the common *Peryphanes* and *Ocyturanes* stem into the respective two branches. At the present, members of this very old, initial group seem to be restricted to a few, small, isolated areas still maintaining a comparatively stable humid climate (the Talysh within the region concerned and the Ghissaro-Darvaz in Middle Asia).

After the above, increasingly pronouced, junction of the Caucasus with the Anatolian platform, some more advanced, cool-adapted *Peryphanes*-species could have appeared. It seems very likely that the widely distributed subendemic species *B. adygorum* had such an origin. Somewhat later, in the Plio-Pleistocene, along with progressing continentalization of the region and against the background of an increasing aridization, some further thermophilous species could have penetrated the southern areas of the Transcaucasia (*B. phryganobium*, *B. dalmatinum haupti*). As regards the widespread East Mediterranean *B. brunnicorne*, this taxon seems to have got into the Caucasus quite recently together with several other species of European origin, all displaying a more or less similar distribution pattern, e. g. such as *B. tricolor*, *B. relictum*, *B. tibiale*. Being somewhat isolated from the allied East Mediterranean consubgeners and inhabiting almost all the Caucasian region including the arid plains of Ciscaucasia, the most common *B. fraxator* seems to have attained sympatry with the rather closely related *B. adygorum* only secondarily. Vicariance suggests that both species arose more or less simultaneously in different parts of the Caucasus which, at least as regards the faunogenesis of *Peryphanes*, can be considered as a three-component system consisting of more or less strongly isolated, but heterochronous, mountain areas of western Transcaucasia, most of the Central and West Caucasus, and the East Caucasus.

9. References

Apfelbeck, V. (1904): Die Käferfauna der Balkanhalbinsel, mit besonderer Berücksichtigung Klein-Asiens und der Insel Kreta, 1. Caraboidea. – 422 pp.; Berlin.

Belousov, I. (1988): [Different approaches to the zoogeographical division of the Caucasus based on the distribution patterns of the carabid beetles of Azerbaidjan. – *In*: Abdurakhmanov, G. A. (ed.): Proceedings of a scientific session of Daghestan entomologists]. – Makhachkala: 33. [in Russian]

Belousov, I. & Müller-Motzfeld, G. (1990): Eien neue Art und eine neue Rasse aus dem *Bembidion*-Subgenus *Ocyturanes* (Coleoptera, Carabidae). – Ent. Nachr. Ber. **34** (4): 151–154; Leipzig.

Csiki, E. (1928): Carabidae, Mormolycinae et Harpalinae I. – Coleopterorum Catalogus Vol. **2**, 226 pp., 97 pt.; Berlin (Junk).

DEJEAN, P. (1831): Spécies général des Coleoptères de la collection de M. le Comte DEJEAN. – Vol. **5**, VII + 883 pp.; Paris.

DE MONTE, T. (1943): Contributi alla conoscenza dei Bembidiini paleartici. I. Specie affini al *B.* (*Peryphus*) *nitidulum* Marsh. – Boll. Soc. ent. ital. **65**: 1–11; Florence & Genova.

– (1984): „*Bembidion* (*Peryphus*) *brunnicorne*" Dejean, „*italicum*" De Monte et „*milleri*" Duval: considerazioni sulla non validità di un lecto-olotypo. – Atti Mus. civ. Stor. nat. Trieste **36** (2): 75–82; Trieste.

FASSATI, M. (1942): *Bembidion milleri* Duv. ssp. *kulti* m. nov. – Čas. čsl. Spol. ent. **39**: 121–123; Prague.

– (1949): Un traîté sur l'éspèce *Bembidion solskyi* Net. – Čas. čsl. Spol. ent. **46** (1–2): 1–7; Prague.

– (1949): Un traîté sur l'éspèce *Bembidion dilutipenne* Solsky. – Čas. čsl. Spol. ent. **47** (1–2): 7–13; Prague.

– (1952): Sur deux éspèces du genre *Bembidion* Latr. apparantées à *B. poppii* Net., originaires de l'Asie Orientale. – Čas. čsl. Spol. ent. **49** (1–2): 30–44; Prague.

– (1957): Eine neue Art und drei neue Rassen von mittelasiatischen Bembidien aus der Untergattung *Peryphus* Steph. – Čas. čsl. Spol. ent. **54** (4): 312–321; Prague.

– (1990): *Bembidion almasyi* sp. n. und zwei neue geographische Rassen der Art *Bembidion grandipenne* Schaum (Coleoptera, Carabidae). – Acta Univ. Carol., (Biol.) **34**: 161–172; Prague.

FREUDE, H. (1973): Carabidenstudien 2 (Col.). – Nachrbl. bay. Ent. **22**: 101–105; Munich.

– (1976): Die Käfer Mitteleuropas, Bd. 2, Adephaga I. – 1–302; Krefeld.

HIEKE, F. & WRASE, D. (1988): Faunistik der Laufkäfer Bulgariens (Coleoptera, Carabidae). – Dt. ent. Z. **35** (1–3): 1–171; Berlin.

IABLOKOFF-KHNZORIAN, S. (1976): [Carabid beetles (Carabidae), part 1]. – Fauna of Armenian SSR. 1–297; Erevan. [in Russian]

JAKOBSON, G. (1906): [Beetles of Russia and Western Europe]. – Vol. 4, pp. 241–320; Devrien, St. Petersburg. [in Russian]

JEANNEL, R. (1941): Coleoptères-Carabiques, I–III. – Faune Fr. **39**, 572 pp.; Paris.

LINDROTH, K. (1939): Zur Systematik fennoskandischer Carabiden. 4–12. *Bembidion*-Studien. – Notul. ent, **19**: 63–99; Helsingfors.

MÉNÉTRIÉS, E. (1832): Catalogue raisonné des objets de Zoologie, recueillis dans un voyage au Caucase et jusqu'aux frontières actuelles de la Perse. – 271 pp.; St. Pétersbourg.

MORITA, S. (1989): *Bembidion gebleri* Gebler (Coleoptera, Carabidae) and its new relative. – Elytra **17**: 19–34; Tokyo.

MÜLLER, J. (1918): Bestimmungstabelle der *Bembidion*-Arten.Europas und des Mittelmeergebietes. – Koleopt. Rdsch. **7**: 26–117; Wien.

MÜLLER-MOTZFELD, G. (1983): Die kaukasischen *Bembidionetolitzkya*-Arten (Col., Carabidae). – Dt. ent. Z. **30**: 77–92; Berlin.

– (1986): Zur Taxonomie und Phylogenie im *Bembidion*-Subgenus *Ocydromus* Clairville (Col., Carabidae). – Ent. Nachr. Ber. **30**: 31–40; Leizig.

– (1989): Neue *Bembidion*-Arten aus Kaukasien (Col., Carabidae). – Ent. Nachr. Ber. **33**: 1–5; Leipzig.

NETOLITZKY, F. (1937): Über *Bembidion praeustum* Dej., *fauveli* Ganglb. und *freyi* n. sp. – Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer **33**: 214; Krefeld.

– (1942–1943): Bestimmungstabelle der *Bembidion*-Arten des paläarktischen Gebietes. (Mit Hinweisen auf holarktische, äthiopische und orientalische Arten.) – Koleopt. Rdsch. **28** (1942): 20–68; **28** (1943): 69–124; **29** (1943): 1–70; Wien.

PAWLOWSKI, A. (1979): Révision du genre *Trechus* Clairv. (Coleoptera, Carabidae) du Proche Orient. – Acta Zool. cracov. **23** (2): 247–474; Kraków.

REITTER, E. (1908): Die Käfer des Deutschen Reiches. – Fauna Germanica **1**: 1–248; Stuttgart.

SCHAUM, H. (1862): Beitrag zur Käferfauna Griechenlands. – Berl. ent. Z. **6**: 101–114; Berlin.

SCHULER, L. (1961): L'utilisation des organes copulateurs dans la Tribu des Bembidiini Jeannel. Quelques formes nouvelles ou peu connues de France, d'Espagne, du Caucase (Col., Trechidae). – L'Entomologiste **17** (4–5): 79–92; Paris.

– (1969): Le sous-genre *Peryphus* (*Peryphanes*) Jeannel sensu novo. – L'Entomologiste **25**: 19–23, 49–54; Paris.

Authors' addresses:

Igor A. Belousov, pr. Narodnogo Opolshenia 41/25, RUS-198216 St. Petersburg, Russia (for correspondence), and
Igor M. Sokolov, ul. Budapestskaya 3/2/269, RUS-198216 St. Petersburg, Russia.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

HECKMAN
BINDERY INC.
OCT 98
Bound-To-Please® N. MANCHESTER,
INDIANA 46962

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01234 2184